

SÉRIE A, N° 2370

N° D'ORDRE : 3242

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean **BROUARDEL**

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la biologie d'un Infusoire Pérित्रiche commensal
des Patelles : *Urceolaria Patellæ* (Cuénot).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 19 janvier 1951, devant la Commission d'examen.

MM. A. CAULLERY,	Président.
P. GRASSÉ,	} Examineurs.
G. TEISSIER,	
L. FAGE,	

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1951

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LES LAMINAIRES, MILIEU BIOLOGIQUE

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 janvier 1951.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. CHATELET.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550412_0022

SÉRIE A, N° 2370

N° D'ORDRE : 3242

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jean BROUARDEL

1^{re} THÈSE. — Recherches sur la biologie d'un Infusoire Pérित्रиче commensal
des Patelles : *Urceolaria Patellæ* (Cuénot).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 19 janvier 1951, devant la Commission d'examen.

MM. A. CAULLERY, *Président.*

P. GRASSÉ,

G. TEISSIER,

L. FAGE,

} *Examineurs.*

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1951

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	PIVETEAU	T	Géologie.
A. DENJOY ...	T	Théorie des Fonctions.	ROCARD	T	Physique.
L. LUTAUD ...	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	H. CARTAN ...	T	Mathématiques générales.
E. DARMOIS ..	T	Enseignement de Physique.	SCHAEFFER ...	T	Physiol. des fonctions.
ROBERT LÉVY. T		Physiologie comparée.	LAFFITTE	T	Chimie générale.
HENRI VILLAT. T		Mécanique des fluides et applications.	FAVART		Calcul des probabilités et Physique-Mathémat.
M ^{me} RAMART-LUCAS. T		Chimie organique.	COULOMB	T	Physique du globe.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	M ^{lle} COUSIN... T		Biol. anim. (P. C. B.).
PAUTHENIER ..	T	Electrotechnique générale.	CHRÉTIEN		Chimie (P. C. B.).
DE BROGLIE ..	T	Théories physiques.	DRACH		Zoologie.
JOB	T	Chimie générale.	KASTLER		Physique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	CHATELET	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
COMBES	T	Physiologie végétale.	EPHRUSSI	T	Génétique.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	WURMSER	T	Biologie phys.-chimique
PÉRÈS	T	Mécanique rationnelle.	BAUER	T	Chimie-Physique.
HACKSPILL ...	T	Chimie minérale.	RIVIÈRE		Géologie (P. C. B.).
LAUGIER	T	Physiologie générale.	GAUTHERET ...		Biol. végét. (P. C. B.).
TOUSSAINT ...	T	Technique aéronautique.	LUCAS		Physique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	A. THOMAS... T		Evolut. des êtres organ.
G. RIBAUD ...	T	Hautes températures.	ARNULF		Optique appliquée.
CHAZY	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	MAX MORAND. T		Physique.
CROZE	T	Physique théorique et Physique céleste.	SOLEILLET ...		Physique.
DUPONT	T	Théories chimiques.	FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
VALIRON	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	DANJON	T	Astronomie.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	FROMAGEOT ..		Chimie biologique.
VAVON	T	Analyse et mesures chimiques.	LAPORTE		Physiq. génér. et Radio-activité.
G. DARMOIS ..	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	JANET		Mathématiques générales.
AUBEL	T	Chimie biologique.	PETIT	T	Biologie maritime.
Jacques BOURCART... T		Géographie physique et Géologie dynamique.	QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
M ^{me} JOLIO-CURIE... T		Physique générale et Radioactivité.	GALLIEN		Biologie anim. (P. C. B.).
PLANTEFOL ...	T	Botanique.	EICHHORN		Biologie végétale (P. C. B.).
CABANNES	T	Recherches physiques.	DE CUGNAC ...		Biologie végétale (P. C. B.).
GRASSÉ	T	Evolution des êtres organisés.	LAVAL		Physique (P. C. B.).
PRÉVOST	T	Chimie organique.	M ^{lle} CAUCHOIS. T		Chimie-Physique.
BOULIGAND ...	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	THELLIER		Physique du globe.
CHAUDRON ...	T	Chimie appliquée.	AUDUBERT ...		Electrochimie.
WYART	T	Minéralogie.	L'HÉRITIER ...		Génétique.
TEISSIER	T	Zoologie.	GRIVET	T	Radio-Electricité.
MANGENOT ...	T	Biologie végétale.	PONCIN		Mécanique des fluides.
P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.	THIRY	T	Mécanique appliquée.
MONNIER		Physiologie générale.	DUBREIL		Mathématiques générales.
			QUELET		Chimie (P. C. B.).
			CAGNIARD ...		Géophysique appliquée.
			CHAMPETIER ..		Chimie appliquée.
			CUVILLIER ...		Géologie structurale et Géologie appliquée.
			JUNG		Pétrographie.
			TRILLAT		Physique (P. C. B.).
			WIEMANN		Chimie (P. C. B.).
			LÉCHNÉROWIEZ. T		Mathématiques.
			JACQUINOT ...		Physique (P. C. B.).
			VASSY		Physique de l'atmosphère.
			DESTOUCHES... T		Théories physiques.

Secrétaire CH. MONIER.



RECHERCHES
SUR LA BIOLOGIE
D'UN INFUSOIRE PÉRITRICHE
COMMENSAL DES PATELLES :
URCEOLARIA PATELLÆ (CUÉNOT)

PAR

JEAN BROUARDEL,
Institut Océanographique, Paris.

TABLE DES MATIÈRES

PRÉFACE	116
<i>Chapitre I. — ETUDE MORPHOLOGIQUE DE L'Urceolaria patellæ</i>	117
Place dans la classification (p. 117). — Description sommaire (p. 118). — Affinités (p. 119).	
<i>Chapitre II. — ETUDE DU MODE D'INFESTATION DES PATELLES</i>	120
Transmission par les larves de Patelles (p. 121). — Les Urcéolaires détachés de la branchie (p. 121). — Infestation des Patelles dans de l'eau contenant des Urcéolaires (p. 122). — Abandon de la branchie par les Urcéolaires (p. 124). — Transmission des Urcéolaires de Patelle à Patelle (p. 125). — Spécificité du commensalisme (p. 127).	
<i>Chapitre III. — VARIATION DE LA DENSITÉ DE POPULATION DES URCÉOLAIRES SUR LA BRANCHIE</i>	130
Méthode d'étude (p. 130). — Variation saisonnière (p. 132). — Variations suivant les conditions d'habitat des Patelles (p. 133). — Variation en fonction de la taille des Patelles (p. 135). — Autres variations (p. 135). — Conclusions (p. 136).	
<i>Chapitre IV. — ETUDE DE LA DIVISION</i>	136
I. — <i>Quelques aspects de la division</i>	137
1° Phénomènes nucléaires (p. 137). — 2° Division de l'appareil de fixation (p. 142). — 3° Division de péristome (p. 142).	
II. — <i>Variation saisonnière de l'abondance des divisions</i>	143

III. — <i>Durée de division observée sur le vivant</i>	144
IV. — <i>Calcul théorique de la durée de division</i>	145
1° Exposé de la méthode (p. 145). — 2° Application à l' <i>Urceolaria patellæ</i> (p. 147).	
V. — <i>Relation entre la division et la marée</i>	150
Observations préliminaires (p. 150). — Expérience (p. 152). — Remarque sur la durée relative des stades (p. 155). — Durée de la division (p. 157). — Variation, au cours de la marée, du nombre d'individus qui entrent en division (p. 158).	
VI. — <i>Influence de la durée d'émersion sur les épidémies de division</i>	160
Groupe situé en haut de la zone intercotidale (p. 161). — Groupe situé en bas de la zone intercotidale (p. 164). — Comparaison des deux expériences (p. 165).	
VII. — <i>Etude expérimentale de l'influence de la marée sur la division</i>	166
Première série d'observations (29 mai 1939) : Groupe témoin (p. 167); Groupe soumis à une marée expérimentale (p. 169); Groupe maintenu émergé (p. 169); Groupe maintenu immergé (p. 171). — Deuxième série d'observations (31 mai) : Etude des mêmes groupes (p. 171). — Troisième série d'observations (2 juin) : Etude des mêmes groupes (p. 175). — Résumé et conclusion (p. 180). — Appendice (tableaux) (p. 182).	
VIII. — <i>Le comportement des Scyphidia</i>	192
IX. — <i>Le cas des commensaux de la Patella lusitanica</i>	194
X. — <i>Influence de la température sur la durée de division de l'Urceolaria patellæ</i>	199
Expérience (p. 201). — Conclusion (p. 205). — Appendice (tableaux) (p. 209).	
Chapitre V. — LA CONJUGAISON	213
Vue d'ensemble des phénomènes nucléaires (p. 214). — Accolement des gamètes (p. 214). — Passage du contenu du microgamète dans le macrogamète (p. 217). — Copulation des pronuclei (p. 217). — Division de l'amphicarion (p. 218). — Reconstitution de l'appareil nucléaire définitif (p. 218). — Division de l'Infusoire (p. 219). — <i>Cas particuliers</i> : 1° La division de l'Infusoire est précédée de la division des noyaux (p. 219); 2° Seule la mitose du futur micronucleus précède la division de l'Infusoire (p. 220). — <i>Conjugaisons à plusieurs microgamètes</i> : 1° Accolements simultanés (p. 221); 2° Accolements successifs (p. 221). — <i>Variation saisonnière de l'abondance des conjugaisons</i> . <i>Durée de la conjugaison</i> : Premières observations (p. 222); Observations ultérieures (p. 227); Appendice (tableaux) (p. 244). — <i>Comparaison des courbes annuelles de division et de conjugaison</i> (p. 248).	
RÉSUMÉ ET CONCLUSION	250
OUVRAGES CITÉS	252
LÉGENDES DES PLANCHES	253

PREFACE

En commençant ce travail, nous n'avions en vue que la recherche du mode de conjugaison des *Urceolaridæ* dont on ne connaissait encore que quelques stades, d'interprétation discutable.

Ce problème nous fut donné à résoudre par Monsieur le Professeur CAULLERY, qui nous conseilla de prendre comme matériel d'étude l'*Urceolaria patellæ* (Cuénot), Infusoire Pérित्रиче commensal des Patelles, matériel favorable par son abondance et sa grande répartition.

La conjugaison étant un phénomène saisonnier, rare, auquel il était difficile de

rattacher certains stades si l'on n'avait pu en suivre toute l'évolution, il fut nécessaire, pour sa recherche, de s'adresser à des nombres considérables d'individus. Leur examen permit, en outre, de mettre en évidence d'autres phénomènes qui furent étudiés : mode d'infestation des Patelles, variation saisonnière de la densité de population des Urceolaires et de celle des divisions, répartition à l'intérieur de la zone intercotidale, aberrances nucléaires de la division et de la conjugaison, influence de la marée sur la division et épidémies qu'elle détermine, relation entre la température et la durée de division, comportement d'un autre Infusoire, la *Scyphidia patellæ*, variation saisonnière de l'abondance des conjugaisons, durée de la conjugaison.

Cette étude fut souvent guidée par des méthodes de statistique que permettait le grand nombre d'Infusoires observés (de l'ordre de 3 millions) et qui mirent en évidence des faits susceptibles d'être généralisés.

La plus grande partie du matériel utilisé fut récolté à Wimereux, et je remercie Monsieur le Professeur CAULLERY, Membre de l'Institut, de l'accueil si bienveillant qu'il me réserva toujours dans son Laboratoire maritime, et Monsieur le Professeur ROBERT WEILL, alors Assistant à Wimereux, qui m'aida de ses conseils.

Je remercie également Monsieur le Professeur FISCHER-PIETTE, Directeur du Laboratoire maritime de Dinard, et Monsieur J.-M. PÉRÈS, Sous-Directeur, pour leur hospitalité à Dinard, où nous avons pu étudier le mode de transmission des Urceolaires de Patelle à Patelle.

Je tiens à témoigner tout particulièrement ma gratitude à Monsieur le Professeur FAGE, Membre de l'Institut, pour m'avoir accueilli à son Laboratoire de l'Institut Océanographique, et pour l'aide précieuse qu'il m'a toujours apportée.

Je n'oublie pas, enfin, le concours dévoué du personnel des Laboratoires de Wimereux, de Dinard et de l'Institut Océanographique, auquel j'adresse tous mes remerciements.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DE L'URCEOLARIA PATELLÆ (CUÉNOT)

Place dans la classification.

L'*Urceolaria patellæ*, Infusoire Péritriche commensal des Patelles, chez lesquelles il se trouve localisé sur la branchie, est certainement un des Protistes les plus communs de la zone intercotidale; on le rencontre en abondance, chez toutes les Patelles des côtes de France, cela quelle qu'en soit l'espèce. Malgré cette grande répartition, il ne fut jamais figuré et seulement très sommairement décrit.

Le premier auteur ayant rencontré ce Protiste est WEGMANN, en 1887; puis CUÉNOT, le retrouvant en 1891, le signala sous le nom de *Trichodina patellæ*; enfin CAULLERY et MESNIL (1915) en donnèrent une rapide description.

Un rapide aperçu sur la systématique des *Urceolaridæ* est indispensable pour fixer la place qu'on peut donner à ce Péritriche dans la classification. A vrai dire, il règne dans

cette systématique, cependant révisée de nombreuses fois, un grand désordre dû à ce que la plupart des espèces connues ont été décrites de façon très insuffisante, qu'une même espèce peut souvent infester des hôtes différents, et qu'enfin il n'existe pas un accord total quant à la valeur des caractères taxonomiques. Quoi qu'il en soit, le caractère fondamental, sur lequel d'ailleurs les auteurs sont d'accord, est la structure de l'anneau de soutien de l'appareil de fixation. En 1888, FABRE-DOMERGUE insistait déjà sur son importance : « Nous nous trouvons là en présence d'un caractère sûr, constant et parfaitement net de classification. » Il existe deux types de ces anneaux que caractérisent les expressions « lisse » et « denté », les plus souvent employées dans la littérature. Les formes à anneau lisse, auxquelles appartient le commensal de la Patelle, caractérisent le genre *Urceolaria* (Stein); le genre *Trichodina*, auquel avait d'abord été rattaché l'*Urceolaria patellæ*, appartenant, ainsi qu'il le fut d'ailleurs toujours (FABRE-DOMERGUE, ZICK, REICHENOW et DOFLEIN, KAHL, FAURÉ-FRÉMIET), aux formes à anneau denté.

Parmi les formes à anneau lisse, caractéristique du genre *Urceolaria*, certains auteurs, dont le premier fut FABRE-DOMERGUE, voulurent distinguer un deuxième genre (pour d'autres un sous-genre), *Leiotrocha*. Cette distinction entre *Urceolaria* et *Leiotrocha* est basée sur un autre caractère constitué par une seconde formation ciliaire (cirrhes ou formation pouvant être considérée comme leur homologue), située immédiatement au-dessus de la couronne ciliaire bordant l'appareil de fixation. L'absence de cette formation chez les espèces à anneau lisse caractériserait le genre *Urceolaria*, et sa présence, le genre *Leiotrocha*. Cette distinction est pour nous injustifiée, car, ainsi que nous le montrerons ailleurs, toutes les espèces à anneau lisse présentent cette formation; celle-ci est d'ailleurs parfois difficilement visible et on ne peut s'étonner qu'elle ait souvent échappé aux observateurs. Le genre *Urceolaria*, le plus ancien, doit donc seul, à notre avis, subsister. Les espèces à anneau lisse caractérisent donc l'unique genre *Urceolaria* dans lequel rentre le commensal de la Patelle. D'autre part, et cela contrairement à de nombreux *Urceolaridæ*, la spécificité du commensal de la Patelle semblant bien établie, on peut lui conserver son nom d'espèce. Le nom d'*Urceolaria patellæ* est donc justifié.

Description sommaire.

La forme des *Urceolaridæ* se rapproche de celle d'un court cylindre, à l'extrémité supérieure duquel se situe l'appareil ciliaire prébuccal, à l'extrémité inférieure, l'appareil de fixation; chez l'*Urceolaria patellæ*, ces deux formations sont sensiblement parallèles et la forme bombée des parois, ainsi que de la face supérieure, le font tendre vers une forme plus sphérique que celle de la plupart des *Urceolaridæ*. Sa hauteur est très variable suivant l'état de contraction, elle varie sensiblement de son demi-diamètre jusqu'à son diamètre. Le diamètre, assez différent d'un individu à l'autre, varie de 30 à 60 μ , mais les individus ayant un diamètre de l'ordre de 45 μ se rencontrent le plus fréquemment.

PÉRISTOME. — La zone du péristome, base supérieure du corps de l'Infusoire, présente une surface plus ou moins fortement bombée suivant l'état de contraction; sur cette surface se déroule un repli en forme de spirale d'environ $\frac{5}{4}\pi$ formant canal et bordé par une double rangée de cils; normalement, les cils de la rangée externe sont

légèrement penchés vers l'extérieur, ceux de la rangée interne plus verticalement; sur l'animal contracté, ils s'étalent sur la surface supérieure du corps. La méthode d'imprégnation à l'argent, de CHATTON, montre, comme cet auteur l'avait décrit chez *Cyclochèta astropectinis*, une polycinétie interne formant la lèvre interne de la bouche et une haplocynétie externe formant la lèvre externe; ici, cependant, le prolongement de l'haplocynétie par la lèvre externe semble plus rectiligne que chez l'espèce décrite par CHATTON.

Le canal du péristome se termine à son extrémité inférieure dans le vestibule descendant obliquement dans le corps de l'Infusoire et prolongé par le cytopharynx. La figure 1 (planche I) montre la disposition de ces formations. A proximité, une vacuole contractile se vide périodiquement dans le vestibule; ces formations sont difficilement visibles et il ne nous a pas été possible de voir ici la formation figurée par WALLENGREN chez *Cyclochèta domergui*, par laquelle la vacuole se vide.

APPAREIL DE FIXATION. — Il est en forme de verre de montre, dont les parois sont constituées par de nombreuses pièces fines et allongées placées côte à côte en stries radiaires; très fines à l'intérieur, elles s'élargissent peu à peu et se recourbent légèrement à leur extrémité. Sur cette formation se situe un anneau formé de pièces lisses imbriquées les unes dans les autres; elles sont en nombre variable, généralement compris entre 12 et 25. Cet ensemble est bordé d'une membrane très fine difficilement visible, le vélum, et de la couronne ciliaire aborale constituée par de longs cils très fins accolés les uns aux autres, doués d'une grande vitesse de mouvement. Enfin, au-dessus de cette couronne ciliaire, s'insèrent les cirrhes, normalement dirigés vers le haut. La figure 2 (planche I) montre la disposition de ces diverses formations.

APPAREIL NUCLÉAIRE. — L'appareil nucléaire de l'*Urceolaria patellæ* se compose d'un macronucleus et d'un micronucleus (planche I, fig. 3). Le macronucleus comprend deux branches falciformes à concavités tournées l'une vers l'autre, réunies par deux fins ponts nucléaires à une masse centrale lenticulaire, située plus profondément, immédiatement au-dessus de la cupule de fixation. Il présente une structure finement granuleuse dans laquelle se distinguent parfois des grains de chromatine un peu plus volumineux, entourés d'une zone plus claire. Le micronucleus, en forme de fuseau très volumineux, présente une structure légèrement filamenteuse, visible même sur le vivant. Il se situe à mi-hauteur du Protiste, entre la masse centrale et les arcs du macronucleus; il n'y a pas ici, comme c'est le cas chez d'autres *Urceolaridæ*, de relation de position entre les deux systèmes nucléaires.

Affinités.

Parmi tous les autres Urcéolaires, une espèce semble très proche de l'*Urceolaria patellæ*, c'est l'*Urceolaria korschelti* trouvé sur le *Chiton marginatus* d'Helgoland, par ZICK, et particulièrement bien étudié par lui en 1928. L'idée d'un rapprochement entre ces deux espèces avait échappé à ZICK qui, dans sa classification, avait fait, de l'*Urceolaria patellæ*, l'*Acylochèta patellæ* caractérisé par un anneau denté et l'absence de cirrhes, alors que, comme nous venons de le voir, il présente, au contraire, un anneau lisse et des cirrhes. L'erreur de ZICK, qui n'avait pu observer l'*Urceolaria patellæ*, provenait du fait que cette espèce insuffisamment décrite avait été faussement signalée, par

les auteurs antérieurs, sous le nom de *Trichodina* qui, depuis STEIN, en 1867, caractérise les espèces à anneau denté. ZICK n'avait donc pu penser que l'« *Acyclochæta patellæ* » était morphologiquement très voisin de son *Urceolaria korschelti*, mais les descriptions et les remarquables figures qu'il donne de cette espèce ne montrent aucune différence nette avec celle que nous venons de décrire. Trois points seulement semblent différer légèrement : la grosseur de cirrhes, l'épaisseur de l'anneau, la taille du Protiste. ZICK, en effet, sur ses figures, représente les cirrhes plus épais qu'on ne les observe chez l'*Urceolaria patellæ*, et les pièces de l'anneau de l'appareil de fixation plus larges. Ces différences sont faibles et il se peut qu'il ne s'agisse là que de simples différences d'interprétation; elles ne peuvent, en tous cas, justifier la distinction d'une espèce différente. Quant à la taille, ZICK signale que le diamètre moyen de l'*Urceolaria korschelti* est de 30-35 μ , alors qu'il est de l'ordre de 45 μ chez l'*Urceolaria patellæ*; cette différence est, à notre avis, sans signification chez ces Protistes bourrés d'inclusions diverses, car elle peut être en relation avec l'abondance dans le milieu de particules alimentaires ou non, que l'animal peut ingérer et qui le font augmenter de volume. Un exemple de la grande élasticité des parois du corps de ces Infusoires est fourni par les Urcéolaires des *Patella aspera* des mares à *Lithothamnion*; ces Urcéolaires sont très souvent infestés par des *Zooxanthelles*; lorsqu'ils n'en présentent qu'une ou deux, leur taille est voisine de celle qu'ils présentent normalement; quant, au contraire, ils en sont bourrés leur diamètre peut dépasser 90 μ , soit plus du double de la normale.

Aucun caractère net ne permet donc de distinguer l'*Urceolaria patellæ* de l'*Urceolaria korschelti* tel qu'il fut représenté par ZICK. Bien qu'il ne nous ait pas encore été donné de trouver l'Urcéolaire des Chitons, nous pensons qu'il ne doit pouvoir être discerné de celui de la Patelle par aucun caractère morphologique sûr, mais que sa spécificité est différente. Il s'agit probablement là d'un cas comparable à celui dont nous montrerons l'existence chez les *Patella vulgata* et *aspera*, sur lesquelles vivent également des populations d'*Urceolaria patellæ*, morphologiquement indiscernables, mais qui ne peuvent s'adapter qu'à des Patelles de ces espèces.

CHAPITRE II

ÉTUDE DU MODE D'INFESTATION DES PATELLES

A Wimereux, où, sur les rochers, la densité de Patelles est considérable, tous les individus récoltés présentaient des Urcéolaires, à la seule exception d'une Patelle qui s'était développée dans le réservoir d'eau de l'aquarium et qui provenait certainement d'une larve aspirée par la pompe d'alimentation.

A Monaco, sur les parois verticales du port, où les Patelles sont rares, séparées les unes des autres de plusieurs dizaines de mètres et ne pouvant avoir aucun contact entre elles, on trouve des individus qui ne présentent pas d'Urcéolaires.

Ces observations, jointes à ce que, d'une part, les larves de Patelles ne paraissent pouvoir transmettre le commensal et que, d'autre part, les Urcéolaires détachés de la branchie ont une vie assez brève, suggèrent que l'infestation doit se faire par contact et

cela surtout peu après fixation de la larve. Les petites Patelles n'ayant pas encore choisi leur lieu d'élection définitif sont en effet capables de longs déplacements et, rencontrant des Patelles adultes, sont recouvertes par celles-ci. Il est ainsi fréquent de trouver, à Wimereux, des Patelles adultes entraînant sous leur pied plusieurs jeunes. La transmission des Urcéolaires se ferait alors de mucus à mucus. Si ce mode de transmission semble ne pas faire de doute dans certains cas, il restait cependant à voir s'il constituait bien le seul mode possible. Des expériences ont été exécutées dans ce but, à Dinard, en août-septembre 1946 et en juin 1947.

Dans la région de Dinard, on se trouve en présence de trois espèces de Patelles, *vulgata*, *intermedia*, *aspera*, toutes abondamment représentées. Sur la côte elle-même, toutes les Patelles examinées, quelle que soit l'espèce, présentaient des Urcéolaires, d'ailleurs en nombre très variable. Il en était de même sur les îlots rocheux en face de Dinard; cependant, parmi ceux-ci, nous en avons trouvé un sur lequel les *Patella vulgata*, particulièrement nombreuses, ne présentaient aucun Urcéolaire. Signalons, en outre, la présence dans cette région de mares à *Lithothamnion* où vivent de nombreuses *Patella aspera*, dont la branchie est peuplée d'énormes quantités d'Urcéolaires pour la plupart bourrés de petites algues symbiotiques : les *Zooxanthelles*, qui donnent à ceux-ci une teinte brune permettant, même à un faible grossissement, d'en suivre les évolutions. Sur de nombreuses Patelles de ces mares, la quantité d'Urcéolaires bourrés de symbiotes est tellement considérable que, serrés les uns contre les autres, ils donnent à la branchie une couleur brun sombre caractéristique.

Ces observations permettent donc d'expérimenter sur le mode de transmission du commensal. Nous nous sommes d'abord attaché à voir : 1° Si le commensal peut être transmis par les larves de Patelles; 2° Si, détachés de leur branchie support, les Urcéolaires peuvent vivre librement dans l'eau; 3° Si des Patelles, plongées dans de l'eau contenant des Urcéolaires, peuvent s'infester; 4° Si les Urcéolaires sont capables de quitter spontanément leur hôte et de nager librement.

1. — Transmission par les larves de Patelles.

Les produits génitaux de la plupart des Patelles de la région de Dinard, étant mûrs en septembre, nous avons fait des fécondations expérimentales et, en suivant le comportement des larves en présence d'Urcéolaires, nous avons constaté qu'en aucun cas, elles ne peuvent les transmettre. Il y a donc tout lieu de penser qu'au moment de la fixation de la larve, stade auquel nous ne sommes d'ailleurs pas parvenu expérimentalement, la jeune Patelle est dépourvue d'Urcéolaires. Et de fait, en recueillant sur les rochers de toutes jeunes Patelles, nous avons constaté qu'un certain nombre de celles-ci ne présentaient pas encore d'Urcéolaires.

2. — Les Urcéolaires détachés de la branchie.

La durée de vie des Urcéolaires, dans l'eau de mer, une fois séparés de leur hôte, a été recherchée dans différentes conditions de volume d'eau et d'aération. Les Urcéolaires étaient détachés de leur branchie par léger grattage avec un fin scalpel, puis prélevés à

la pipette et transportés dans divers récipients allant de la goutte pendante à l'aquarium. Dans tous les cas, et qu'il s'agisse d'Urcéolaires présentant ou non des Zooxanthelles, les résultats diffèrent peu. A 18°, température de l'eau de mer à cette époque, au bout de 6 à 8 heures, la moitié environ des Urcéolaires sont morts ou ne manifestent plus que de faibles mouvements; au bout de 20 heures, nous n'observons plus aucune vie dans les gouttes pendantes et les verres de montre. Dans les aquariums, où se trouvaient d'ailleurs un plus grand nombre d'Urcéolaires, quelques très rares individus vivent encore vers les 25-30 heures.

Ces résultats montrent donc que, si la durée de vie des Urcéolaires dans l'eau, privés de leur support, est brève, elle est cependant d'un ordre de grandeur comparable à la durée d'immersion de la zone intercotidale.

Pendant ce temps, les Urcéolaires, étant donné leur rapidité de mouvement, une fois séparés de leur hôte, peuvent parcourir de notables distances. Pour fixer les idées, nous avons fait des enregistrements de leurs mouvements et vu que, dans de l'eau parfaitement calme, ils peuvent parcourir une distance de l'ordre de 3 cm à la minute; généralement, après avoir parcouru rapidement quelques centimètres, ils s'arrêtent et tournent plus ou moins longtemps sur eux-mêmes (« culbutes » de J. CLARK) avant de repartir. Cette vitesse ne peut évidemment être comparée à celle des courants ou des vagues qui sont certainement, et de loin, dans les conditions naturelles, les facteurs les plus importants.

3. — Infestation des Patelles dans de l'eau contenant des Urcéolaires.

a) Dans une première expérience, nous avons gratté avec un scalpel, dans l'eau d'un bac, quelques branchies de *Patella aspera* fortement infestées, puis nous avons plongé dans cette eau, pendant 6 heures, durée d'immersion normale du lieu de récolte en ce jour, des *Patella vulgata* dépourvues d'Urcéolaires. Ces Patelles subirent ensuite des marées expérimentales avec de l'eau de mer filtrée. Cette expérience fut mise en route le 24 août. Des prélèvements faits les 24, 25, 29 août, et le 2 septembre, montrèrent que toutes les Patelles s'étaient infestées lors de la première marée.

Remarquons cependant que les nombres d'Urcéolaires observés vont en décroissant et qu'il ne semble pas, dans ce cas particulier, que l'infestation réalisée soit définitive, sans d'ailleurs que nous puissions encore savoir s'il ne s'agit là que de la conséquence du séjour prolongé des Patelles en aquarium.

b) Dans une deuxième expérience, mise en route le mercredi 11 septembre, à 1 heure, nous avons gratté, dans deux bacs contenant chacun 4 litres d'eau, un total de 40 branchies de *Patella aspera*, portant chacune de 20 000 à 30 000 Urcéolaires; nous estimons ainsi en avoir introduit dans les bassins une quantité de l'ordre de 1 million.

Un premier lot de *Patella vulgata* non infestées ayant été plongé dans cette eau, leurs branchies furent fixées à 8 heures. Chaque jour, de 1 h. à 8 h. et de 17 h. à 0 h., furent plongés dans ces bacs de nouveaux lots. Le résultat des observations figure au tableau I.

Ces deux expériences montrent donc que des Patelles dépourvues de commensaux s'infestent lorsque le milieu en contient et que le degré de cette infestation varie dans le même sens que le nombre d'Urcéolaires présents.

La courbe (fig. 1), obtenue en portant en ordonnées les nombres d'Urcéolaires observés, en abscisses l'instant moyen de chaque immersion par rapport à une origine

qui est l'instant où nous avons introduit les Urcéolaires dans l'eau (11/9 à 0 h.), peut être considérée comme une véritable courbe de mortalité des Urcéolaires séparés de leur hôte. Elle montre une forte mortalité pendant les premières heures; mais, alors que pré-

TABLEAU I

Date de fixation	Instant moyen	Nombre moyen d'Urcéolaires par branchie
11-9, 8 h.	4 h. 30	5 000
12-9, 0 h.	20 h. 30	1 500
12-9, 8 h.	28 h. 30	370
13-9, 0 h.	44 h. 30	27
13-9, 8 h.	52 h. 30	4
14-9, 0 h.	68 h. 30	3
14-9, 8 h.	76 h. 30	8
15-9, 0 h.	92 h. 30	2
15-9, 8 h.	100 h. 30	0
16-9, 0 h.	116 h. 30	0
16-9, 8 h.	124 h. 30	0

cédemment on n'observait plus aucune vie au delà d'une trentaine d'heures, on voit ici que, de la 44^e à la 92^e heure, des Patelles plongées dans l'eau peuvent encore s'infester, ce qui prouve la présence d'Urcéolaires vivants dans le milieu. Remarquons, en outre,

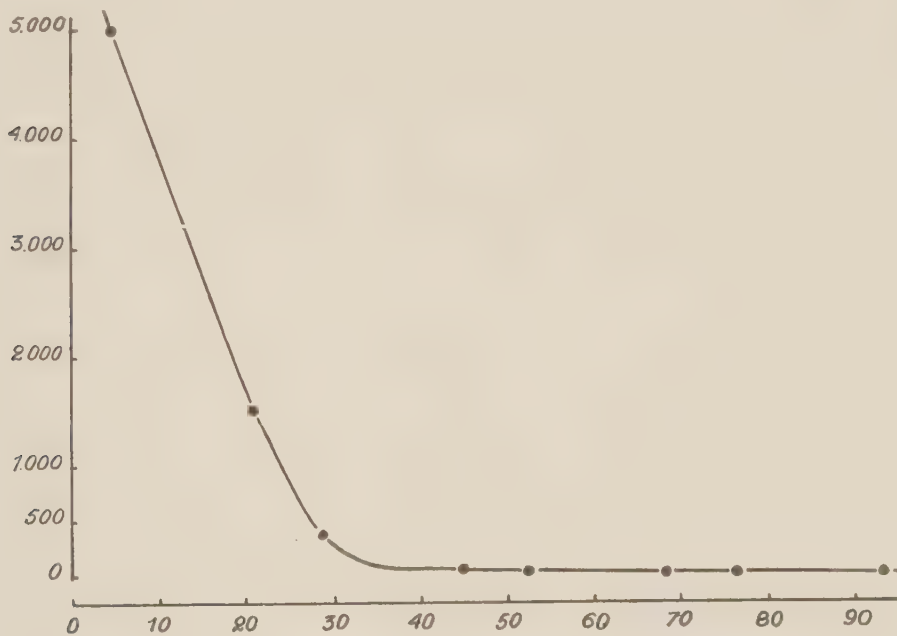


FIG. 1. — Courbe de mortalité des Urcéolaires nageant librement dans l'eau.

qu'entre ces heures, la courbe a changé d'allure, elle est devenue sensiblement parallèle à l'axe des temps, ce qui indique que la mortalité est devenue très faible pour les Urcéolaires restants. Ce changement d'allure se fait vers la 30^e heure, instant à partir duquel nous savons cependant que les Urcéolaires libres dans l'eau ne peuvent survivre.

L'explication de ce résultat, apparemment en contradiction avec les observations précédentes, nous a été fourni en répétant l'expérience et en examinant à la loupe binoculaire le fond de l'aquarium.

Au début de l'expérience, lorsqu'on gratte les branchies dans l'eau des bacs, on détache non seulement les Urcéolaires, mais aussi de petits fragments branchiaux; ceux-ci tombent sur le fond et, en peu de temps (environ 15 à 30 minutes), sont recouverts d'Urcéolaires. Après une trentaine d'heures, ainsi que nous l'avons déjà vu, tous les Urcéolaires qui nageaient librement dans l'eau sont morts, mais ceux qui se sont fixés sur les fragments accidentels continuent à vivre. De temps en temps, quelques-uns se détachent, nagent librement, se perdent dans l'eau et meurent ou bien reviennent à leur fragment. Lorsqu'une Patelle en expérience se trouve à proximité, quelques Urcéolaires peuvent, au cours de leurs incursions, aller se fixer sur la branchie. Ce phénomène explique donc le résultat trouvé. Au bout de 90 à 100 heures, les Urcéolaires qui ont ainsi prolongé leur vie de plus de 70 heures meurent à leur tour, se détachent des fragments branchiaux et tombent sur le fond.

Nous avons répété ces observations en mettant des fragments de branchies de *Patella aspera*, débarrassés de leurs commensaux par grattage, dans des cristallisoirs contenant de l'eau où nageaient les Urcéolaires. Au bout de 15 à 30 minutes, ces fragments en étaient recouverts d'une véritable couche. Il nous est encore difficile de dire si la branchie exerce un tropisme sur les Urcéolaires, ce qui est probable, ou si le hasard seul guide leurs mouvements.

Quoi qu'il en soit, lorsqu'un Urcéolaire a rencontré un fragment branchial, il se met à ramper à sa surface et ne le quitte plus qu'exceptionnellement. Au bout de quelques heures, les mouvements se ralentissent; mais, si on débarrasse de nouveau par grattage le fragment de ses Urcéolaires, ceux-ci nagent activement dans l'eau et le phénomène recommence.

Nous avons recherché si d'autres fragments tissulaires de Patelles pouvaient jouer ce rôle. Dans tous les cas, les résultats sont négatifs, les Urcéolaires se fixent seulement sur les fragments de branchie (1).

4. — Abandon de la branchie par les Urcéolaires.

Afin de voir si les Urcéolaires peuvent spontanément quitter leur hôte, nous avons fixé des Patelles sur les parois d'un récipient en verre assez mince pour observer, à la loupe binoculaire, les évolutions des Urcéolaires sur les branchies au cours de marées expérimentales. Dans ces conditions, l'observation montre qu'en immense majorité, pendant l'immersion, les Urcéolaires rampent lentement sur la branchie elle-même, quelques rares individus s'aventurent parfois le long du pied, d'autres jusqu'au bord du manteau, mais reviennent à la branchie; quelques autres quittent la surface branchiale en nageant, s'en éloignent plus ou moins et reviennent aussitôt; il arrive cependant que quelques-uns de ces individus s'égarer dans le milieu extérieur; ces cas sont très rares: ainsi, observant à plusieurs reprises, pendant 4 heures, des *Patella aspera* dont les branchies

(1) Un cas intéressant est fourni par les branchies d'*Helcions*, car celles-ci se comportent, vis-à-vis des Urcéolaires, comme les branchies de Patelles. Or, dans la nature, nous n'avons jamais rencontré d'Urcéolaires chez les *Helcions*. Ce problème sera examiné dans un travail ultérieur.

portaient chacune plus de 20 000 Urcéolaires, nous n'avons noté, dans plusieurs cas, aucune sortie; dans d'autres, celle de 1 à 5 individus. Ces sorties sont cependant favorisées par l'agitation de l'eau et les mouvements de la Patelle. Bien que plus difficilement observables chez le *Patella vulgata*, la proportion de départs d'Urcéolaires semble du même ordre.

Il semble qu'il en soit de même dans les conditions naturelles, car, en prélevant, puis filtrant l'eau de petites mares où les Patelles infestées étaient nombreuses, nous n'avons rencontré qu'exceptionnellement des Urcéolaires dans cette eau.

En modifiant les conditions de milieu, en particulier : température, salinité, pH, dans des limites correspondant aux conditions naturelles, on constate que, dans tous les cas, les résultats restent sensiblement les mêmes. Toutefois, plus on abaisse la température, plus les mouvements des Urcéolaires se ralentissent et nous n'avons jamais alors observé de départs.

En répétant ces observations avec des Patelles en mauvais état ou mortes, le nombre d'Urcéolaires quittant la branchie est beaucoup plus élevé; toutefois, en aquarium, la grande majorité de ceux-ci restent sur la branchie et meurent avec elle. Là, plus encore que dans le cas précédent, le brassage de l'eau favorise les départs, les Patelles ne pouvant plus réagir par leur adhérence au substrat, et il ne semble pas douteux que, dans les conditions naturelles, les vagues et les particules en suspension dans l'eau doivent opérer un véritable grattage de la branchie, libérant la plus grande partie des Infusoires.

Ces observations ayant prouvé, d'une part que les Urcéolaires peuvent, bien qu'exceptionnellement, quitter leur hôte et vivre dans l'eau pendant un temps qui est de l'ordre de grandeur de la durée d'immersion de la zone intercotidale, d'autre part que des Patelles s'infestent lorsqu'elles se trouvent dans un milieu contenant des Urcéolaires, il restait à prouver qu'on se trouvait bien là en présence d'un mode d'infestation normal.

5. — Transmission des Urcéolaires de Patelle à Patelle.

En aquarium. — a) Dans une première expérience, nous avons disposé côte à côte des *Patella vulgata* dépourvues d'Urcéolaires et un nombre égal de *Patella aspera* fortement infestées. Toutes étaient soumises à des marées expérimentales et, chaque jour, 5 branchies de Patelles primitivement sans Urcéolaires étaient fixées. Pendant les 6 jours qui suivirent la mise en expérience, les résultats ont été les suivants : le 1^{er} jour, 2 branchies présentaient chacune 1 Urcéolaire; le 2^e jour, 2 branchies présentaient, l'une 1, l'autre 3 Urcéolaires. A partir du 3^e jour, toutes les branchies présentaient des Urcéolaires (le 3^e jour, le nombre d'Urcéolaires par branchie variait de 1 à 7; le 4^e jour, de 1 à 8, le 5^e jour, de 2 à 8; le 6^e, de 5 à 20).

De plus, après chaque marée expérimentale, en filtrant l'eau ayant servi à celle-ci, nous avons constaté qu'elle contenait quelques Urcéolaires; cette eau ayant été filtrée avant la réalisation de la marée, les Urcéolaires trouvés ne pouvaient provenir que des Patelles infestées. Les groupes témoins ne présentaient toujours aucun Urcéolaire.

Il résulte de cette expérience que les Urcéolaires peuvent quitter leur hôte et, nageant librement dans le milieu, aller se fixer sur la branchie d'une Patelle voisine; les nombres obtenus, comparés aux quantités considérables d'Urcéolaires qui se trouvent sur les branchies des Patelles infestées (nous évaluons ce nombre à plus de 30 000 par Patelle), montrent, cependant, que ces migrations sont rares.

b) Dans une seconde expérience, des *Patella aspera* infestées et des *Patella vulgata*, dépourvues d'Urcéolaires, furent disposées non plus côte à côte, mais à une certaine distance les unes des autres. Nous avons, pour cela, séparé un aquarium en deux parties par une petite grille et placé, de part et d'autre de celle-ci, des Patelles avec et sans commensaux. Ces deux groupes ne pouvaient avoir de contact entre eux et étaient séparés par une distance allant de 5 à 30 cm. Comme dans l'expérience précédente, les Patelles étaient soumises à des marées expérimentales et nous prélevions chaque jour 5 branchies.

Les 3°, 4° et 5° jours après la mise en expérience, parmi les Patelles à l'origine sans commensaux, 1 sur 5 présente 1 Urcéolaire; le 6° jour, sur 5 Patelles, nous en trouvons 2, avec sur l'une 1 Urcéolaire, sur l'autre 2.

Ces résultats prouvent donc que l'infestation peut se faire sans qu'il y ait contact entre les Patelles.

Dans les conditions naturelles. — Il restait à voir si, dans ces conditions, les Urcéolaires pouvaient se transmettre comme on vient de le voir; pour cela, nous avons fait, en juin 1947, une expérience qui consistait à récolter des *Patella vulgata* sur le rocher où elles ne présentaient jamais d'Urcéolaires et à les transporter sur un autre rocher, à un endroit où la même espèce était particulièrement abondante, mais où elle présentait de nombreux commensaux. Après un certain nombre de précautions pour le choix de ce nouveau substrat, nous avons réussi à établir de façon durable, sur celui-ci, environ 50 % des Patelles (les pertes les plus fortes se sont produites au cours des deux premières marées). Puis, par des prélèvements effectués d'époque en époque, et portant chaque fois sur 5 Patelles, nous avons recherché si des Urcéolaires étaient venus s'installer dans l'habitat que nous leur proposons.

Pendant les six premiers jours, des examens, effectués de deux en deux jours, montrèrent qu'aucune Patelle n'avait encore d'Urcéolaires; le 7° jour, une Patelle en présentait 2; le 12° jour, les quantités d'Urcéolaires trouvés étaient 5, 0, 6, 0, 3; le 20° jour, toutes les Patelles étaient infestées et les nombres d'Urcéolaires trouvés variaient de 2 à 10. Un dernier prélèvement, fait au bout d'un mois et demi, montrait que la quantité d'Urcéolaires était alors en moyenne de 100 par Patelle, plusieurs de ceux-ci étaient en voie de division. Les Urcéolaires s'étaient donc adaptés à leur nouvel hôte et s'y multipliaient.

En conclusion :

1° Les larves de Patelles ne peuvent transmettre les Urcéolaires.

2° Les Urcéolaires peuvent quitter spontanément leur hôte et nager dans l'eau; la proportion d'individus qui quittent la branchie sans retour est normalement extrêmement faible, mais se trouve être plus élevée chez les Patelles en mauvais état ou mortes. Ces départs sont favorisés par l'agitation de l'eau.

3° Les Urcéolaires nageant librement dans l'eau peuvent y vivre pendant un temps qui est de l'ordre de grandeur de la durée d'immersion de la zone intercotidale.

4° Des Patelles plongées dans de l'eau contenant des Urcéolaires s'infestent.

Ainsi, pendant le temps d'une marée, la transmission du commensal peut se faire d'une Patelle à l'autre, mode de transmission vérifié dans les conditions naturelles. Cette infestation se fait d'autant plus facilement que les Patelles sont plus rapprochées les unes des autres. Chez les jeunes Patelles, cette condition favorable est plus souvent réalisée, car leurs longs déplacements les mettent fréquemment en contact avec des Patelles adultes.

6. — Spécificité du commensalisme.

Certaines de ces expériences d'infestation mettaient en présence des Urcéolaires à *Zooxanthelles* provenant de *Patella aspera* et des *Patella vulgata* dépourvues de commensaux. Dans ce cas particulier, correspondant aux conditions expérimentales les plus faciles, nous avons signalé que, s'il y avait toujours bien infestation, celle-ci ne semblait pas définitive. Il restait donc à préciser si l'espèce de Patelle considérée jouait un rôle et si la présence de *Zooxanthelles* intervenait. Nous avons, dans ce but, réalisé les expériences suivantes :

1° Dans un aquarium, des Patelles portant de nombreux commensaux, et d'autres qui en étaient dépourvues, furent placées côte à côte et soumises à des marées expérimentales. Chaque jour, en prélevant les branchies de 5 Patelles à l'origine sans Urcéolaire, nous avons recherché leur présence nouvelle. Nous avons ainsi disposé, dans trois bacs différents :

- a) Des *P. aspera* portant des Urcéolaires, et des *P. vulgata* qui en étaient dépourvues;
- b) Des *P. vulgata* portant des Urcéolaires, et des *P. vulgata* qui en étaient dépourvues;
- c) Des *P. aspera* portant des Urcéolaires, et des *P. aspera* qui en étaient dépourvues.

Ce dernier groupe était toutefois très réduit, car il a été difficile de trouver des *P. aspera* sans Urcéolaires.

Les résultats obtenus sont consignés au tableau II, dans lequel N représente le nombre moyen d'Urcéolaires observés par Patelle.

TABLEAU II

Date d'observation	a) <i>P. aspera</i> + <i>vulgata</i>		b) <i>P. vulgata</i> + <i>vulgata</i>		c) <i>P. aspera</i> + <i>aspera</i>	
	N	N	N	N	N	N
18-6-47, 21 h.	De	0	De	0	De	0
19 » 16 h.	10 000	1,7	1 000	0	10 000	
20 » »	à 20 000	2,3	à 2 000	2,2	à 20 000	16
21 » »	»	3,2	»	2,7	»	
22 » »	»	3	»	4,4	»	25
23 » »	»	5,4	»	17,5	»	
24 » »	»	3	»	27	»	150
25 » »	»	5,2	»	37,2	»	

On voit que l'augmentation de la densité de population chez les *P. vulgata*, à l'origine sans Urcéolaire, en présence de Patelles infestées, est très lente lorsqu'elles sont en contact avec les *P. aspera*, beaucoup plus rapide lorsqu'en contact avec les *P. vulgata*, bien que ces dernières présentent beaucoup moins d'Urcéolaires (1 000 à 2 000 contre 10 000 à 20 000 chez *P. aspera*). Malgré cette différence, les *P. vulgata* déterminent en 7 jours une infestation environ 7 fois plus forte.

Notons encore l'extrême rapidité d'infestation des *P. aspera* par les Urcéolaires provenant des Patelles de même espèce.

Il ne nous a malheureusement pas été possible d'expérimenter entre *P. vulgata* infestées et *P. aspera* sans commensaux, étant donné la rareté de ces dernières.

Ces résultats montrent donc que l'espèce de Patelle considérée n'est pas indifférente, les Urcéolaires originaires d'une espèce se fixant beaucoup plus volontiers sur les Patelles de cette espèce que sur l'autre.

2° Dans une seconde expérience, des *Patella vulgata* dépourvues de commensaux ont été infestées : d'une part, avec des Urcéolaires (présentant ou non des Zooxanthelles) provenant de *Patella aspera*; d'autre part, avec des Urcéolaires ayant pour origine des *Patella vulgata*, afin de savoir si, dans ces deux cas, l'infestation était définitive. L'infestation était réalisée par immersion des Patelles dans de l'eau contenant un grand nombre d'Urcéolaires détachés par grattage de branchies. Dans chaque cas, nous faisons deux lots de Patelles : l'un restait en aquarium soumis à des marées artificielles, l'autre était reporté sur son rocher origine. Puis, de temps à autre, nous détachions 6 Patelles dans chaque lot et, après prélèvement de leur branchie, nous comptons le nombre d'Urcéolaires présents. Les résultats figurent au tableau III.

TABLEAU III

Patella vulgata infestées par des Urcéolaires provenant de *Patella aspera*.
Infestation dans la nuit du 25-26 juin 1947.

Patelles en aquarium		Patelles reportées sur rocher	
Date d'observation	N	Date d'observation	N
26-6-1947	180 (Lot commun)	27-6-1947	180
27 »	50	28 »	10
		29 »	2,5
29 »	25	1-7 »	0,5
1-7 »	0,5	3 »	0
3 »	0		0
	0		0

On voit donc la densité de population décroître rapidement : au bout du 7^e jour, on ne trouve plus aucun Urcéolaire. Les Urcéolaires avec ou sans Zooxanthelles, provenant des *Patella aspera*, ne s'adaptent donc pas aux *Patella vulgata*.

On trouve ici une notable différence entre le groupe de Patelles maintenu en aquarium et celui réadapté à son rocher, la décroissance de population étant chez ce dernier beaucoup plus rapide. Ce fait tient très probablement à ce que ce second groupe fut soumis à un violent orage et que la mer fut assez agitée lors de la première immersion.

Cette expérience, reprise dans les mêmes conditions, mais avec un plus grand nombre d'Urcéolaires présents dans le milieu d'infestation, donne un résultat identique : au bout d'une huitaine de jours, les Patelles ne présentent plus de commensaux.

Les résultats relatifs à l'expérience, qui consistait à infester des *Patella vulgata* par des Urcéolaires provenant d'individus de cette même espèce, figurent au tableau III bis.

Ces nombres, au degré de précision de l'expérience, peuvent être considérés comme constants. Contrairement au cas précédent, les Urcéolaires se sont donc adaptés à leur nouvel hôte.

Ces résultats sont à rapprocher des faits suivants :

Parfois, au milieu de *P. vulgata* dépourvues d'Urcéolaires, sur un rocher isolé, on trouve des *P. aspera* qui en possèdent; ou, au contraire, sur d'autres rochers, au milieu

d'une population de *P. vulgata* présentant de nombreux commensaux, on trouve des *P. aspera* qui en sont dépourvues.

Dans certaines mares à Lithothamnion où les *P. aspera* sont nombreuses et présentent toutes d'énormes quantités d'Urcéolaires pour la plupart bourrés de Zooxanthelles, il arrive de trouver, d'ailleurs assez rarement, des *P. vulgata* adaptées à ce milieu; sur celles-ci, on trouve bien encore des Urcéolaires, en quantité généralement élevée, mais dont aucun ne présente de Zooxanthelles.

TABLEAU III bis.

Patella vulgata infestées par des Urcéolaires provenant de *Patella vulgata*.
Infestation dans la nuit du 26-27 juin 1947.

Patelles en aquarium		Patelles reportées sur rocher	
Date d'observation	N	Date d'observation	N
26-6-1947	60	29-6-1947 2-7 »	60
27 »	67		
29 »	56		50
1-7 »	52		50
3 »	58		

Tout ceci montre donc l'existence, chez l'*Urceolaria patellæ*, de deux espèces physiologiquement distinctes : l'une ayant les *Patella aspera* pour hôte, apte à être infestée par les Zooxanthelles; l'autre, au contraire, ne pouvant être infestée par celles-ci et adaptée aux *Patella vulgata*.

3° Enfin nous avons recherché comment se comportent des *Urceolaria patellæ* de diverses origines, en présence des branchies des trois espèces de Patelles (*vulgata*, *intermedia*, *aspera*). Pour cela, par grattage de la branchie d'une Patelle d'espèce déterminée, nous infestons, de ses Urcéolaires, l'eau d'un petit cristalliseur dans lequel nous plongeons quelques fragments de branchies, préalablement débarrassés de leurs Urcéolaires, des trois espèces de Patelles. Observé à la loupe binoculaire, le comportement des Urcéolaires est le suivant :

a) Dans de l'eau contenant des Urcéolaires à Zooxanthelles provenant de *P. aspera* des mares à Lithothamnion, tous les fragments branchiaux de *P. aspera* (fragment origine, fragments provenant de *P. aspera* des mares à Lithothamnion, ou récoltés en dehors de ces mares) se comportent de même : ils se recouvrent rapidement d'une couche compacte d'Urcéolaires. Les fragments branchiaux de *P. intermedia* donnent sensiblement le même résultat. Au contraire, seuls quelques très rares Urcéolaires viennent se fixer sur les morceaux de branchies de *P. vulgata*.

b) Mêmes résultats avec des Urcéolaires provenant également de *P. aspera*, mais récoltées en dehors des mares à Lithothamnion et ne présentant donc pas de Zooxanthelles.

Ces deux expériences montrent donc que la présence de Zooxanthelles n'intervient pas et confirment les résultats précédents.

c) Dans de l'eau contenant des Urcéolaires provenant de *P. vulgata*, on assiste au phénomène contraire, les fragments branchiaux originaires de *P. vulgata* se recouvrent

le plus rapidement d'Urcéolaires; cependant, ici, le phénomène est moins intense et moins rapide que dans le cas symétrique des Urcéolaires des *P. aspera* mises en présence des branchies de *P. aspera*. D'autre part, ici, les fragments branchiaux de *P. aspera* se recouvrent également d'une quantité importante d'Urcéolaires. Notons encore que, dans cette expérience, les fragments de branchie de *P. intermedia* se comportent de la même façon que ceux de *P. aspera*.

Il semble donc que la spécificité des Urcéolaires des *P. vulgata* soit moins stricte que celle qui lie les Urcéolaires des *P. aspera*.

d) Enfin avec des Urcéolaires provenant de *P. intermedia*, les résultats sont sensiblement les mêmes que ceux des expériences *a* et *b*.

L'identité de comportement des branchies des *P. intermedia* et *aspera* dans toutes ces expériences, jointe au fait que les Urcéolaires des *P. intermedia* des mares à Lithothamnion sont également infestés par les Zooxanthelles, laisse penser que l'on doit bien, chez ces deux espèces de Patelles, se trouver en présence d'une même espèce physiologique d'Urcéolaire. Cependant, n'ayant pu nous procurer des *P. intermedia* dépourvues d'Urcéolaires, en nombre suffisant pour faire des expériences d'infestation, nous ne pouvons être affirmatif.

En définitive, il existe donc, chez l'*Urceolaria patellæ*, au moins deux espèces physiologiques distinctes : l'une ayant les *Patella aspera* pour hôte, pouvant être infestée par les Zooxanthelles des mares à Lithothamnion, pouvant accidentellement se fixer sur les branchies de *Patella vulgata*, mais incapable de s'y adapter ; l'autre ayant les *Patella vulgata* pour hôte, incapable d'être infestée par les Zooxanthelles, peut être moins spécifique que l'espèce précédente, mais qui ne semble pouvoir s'adapter définitivement aux *Patella aspera*, car s'il existait normalement chez ces dernières une souche semblable d'Urcéolaires, on devrait observer, dans l'expérience 2 (p. 128), leur adaptation sur les *Patella vulgata*, ce qui n'est pas.

L'observation d'individus de ces deux espèces physiologiques ne montre aucune différence morphologique nette et, seul, leur comportement vis-à-vis des branchies des diverses espèces de Patelles, permet de les distinguer.

Alors que de nombreuses espèces d'Urcéolaires sont capables d'infester indifféremment des hôtes très divers, on se trouve ici dans le cas exceptionnel d'une seule espèce morphologique à l'intérieur de laquelle on peut distinguer deux espèces physiologiques de spécificité bien définie.

CHAPITRE III

VARIATIONS DE LA DENSITÉ DE POPULATION DES URCÉOLAIRES SUR LA BRANCHIE

L'examen de frottis de branchies de *Patella vulgata*, récoltées dans les environs du Laboratoire de Wimereux, montre que, chez des Patelles sensiblement de même taille, récoltées à la même époque et au même endroit, la quantité d'Urcéolaires commensaux est relativement constante. Pour de telles Patelles, d'un frottis à l'autre, la quantité d'Urcéolaires observés varie suffisamment peu, pour que, si l'on considère diffé-

rents lots de frottis, la quantité moyenne d'Urcéolaires puisse être considérée comme constante par rapport à d'autres variations (saisonnière, par exemple). En s'adressant à des lots faits dans des conditions différentes et comprenant chacun un nombre suffisant de frottis, il est possible d'étudier ces variations. Exemples :

1° En août 1934, un lot de 7 frottis donne une moyenne de 1 000 individus par frottis. Les nombres d'individus portés par chaque lame étant : 670, 760, 780, 1 260, 1 340, 1 400.

En février 1935, un lot de 10 frottis, provenant de 10 Patelles de même taille que précédemment, récoltées au même endroit, donne une moyenne de 145 individus par lame, avec, pour chacune : 60, 100, 100, 110, 120, 130, 160, 170, 250, 250.

2° En septembre 1936, sur 4 lots de lames constitués respectivement par 9, 7, 8, 8 frottis (soit 32 Patelles), fixés les 15 et 16 septembre, on trouve, comme moyenne d'Urcéolaires par lot : 1 335, 1 455, 1 451, 1 450.

L'ordre de grandeur des écarts dans un même lot restera sensiblement le même lors des diverses observations.

Pour avoir des résultats comparables, et pour que le nombre d'Urcéolaires par frottis traduise bien la densité de leur population sur la branchie, nous avons opéré de la façon suivante :

1° Ayant vérifié que la répartition des Urcéolaires sur la branchie est sensiblement uniforme et que, par conséquent, pour des branchies de même taille, le nombre d'individus sur une unité de longueur est proportionnel au nombre total d'individus portés par la branchie, nous avons, pour tous nos frottis, utilisé une longueur constante de branchie (4 cm 5), soit environ la moitié de la branchie d'une *Patella vulgata* de taille moyenne. Cette portion était dépouillée presque totalement de ses Urcéolaires par raclage avec un fin scalpel sur la lamelle; les dimensions de celle-ci furent fixées à 24×31 , correspondant aux conditions optima pour 4,5 cm de branchie. Les frottis étaient ensuite fixés, colorés et montés (1). Les Urcéolaires adhérant bien à la lamelle, grâce au mucus branchial, il ne s'en perd qu'un nombre insignifiant au cours des opérations histologiques.

Nous avons vérifié, en outre, que, sur la portion de branchie grattée, il ne restait qu'un nombre très faible d'Urcéolaires et qu'en ayant soin d'opérer aussi exactement que possible de la même façon, cette perte était sensiblement proportionnelle à la densité de population; elle n'affectait donc que de très peu les nombres auxquels, d'ailleurs, n'est attribuée qu'une valeur comparative.

2° Les prélèvements de branchies ont porté, dans chaque lot, sur des Patelles de taille sensiblement égale : d'une part, pour que le nombre moyen d'Urcéolaires par lame corresponde à une même longueur de branchie et, par conséquent, traduise la densité de population, dans tous les cas, avec le même rapport de réduction; d'autre part, parce que la densité de population varie avec la taille de la Patelle.

3° Nous avons également eu soin, pour chaque lot, de ne prélever les branchies que sur des Patelles provenant de la même surface rocheuse, aussi restreinte que possible; la densité de population à la même époque varie en effet considérablement, suivant la région de la zone intercotidale dans laquelle on récolte les Patelles.

En résumé, nous nous sommes adressé, pour constituer les lots destinés à cette étude, à des Patelles de taille sensiblement égale, récoltées à la même époque et au même endroit, et sur lesquelles nous prélevions 4,5 cm de branchie. En fonction de la variation de chacun de ces facteurs pris tour à tour, nous allons étudier, d'un lot de frottis à l'autre, l'influence propre à chacun sur la densité de population.

(1) La méthode de coloration nucléaire employée, la plus rapide et donnant les meilleurs résultats, est celle à l'hémalum suivie d'une différenciation par le permanganate de potassium, que nous avons exposée dans le *Bulletin de la Société française de Microscopie*, vol. VII, n° 4, 1938, et qui figure dans le Précis de Microscopie de LANGERON.

Variation saisonnière.

Le tableau IV résume les observations faites à Wimereux au cours de l'année 1938, et qui portèrent sur des Urcéolaires de *Patella vulgata* de taille moyenne, récoltés au même endroit et à un niveau moyen de la zone intercoticale.

TABLEAU IV

Date de fixation	Nombre de frottis	Nombre d'individus observés	Nombre moyen par lame
15-20-I-1938	37	27 700	750
25-27-III »	17	6 000	350
24-26-V »	20	12 500	630
19-VI »	8	7 400	930
3-VIII »	9	19 000	2 100
11-29-X »	20	44 000	2 200
8-12-XII »	18	9 590	530
6-13-II-1939	18	2 700	150

La courbe (fig. 2) obtenue en portant en abscisses les temps, en ordonnées le nombre moyen d'individus par lame, présente un minimum vers le mois d'avril, croît jusqu'en été, passe par un maximum vers septembre ou octobre, enfin décroît rapidement. Le

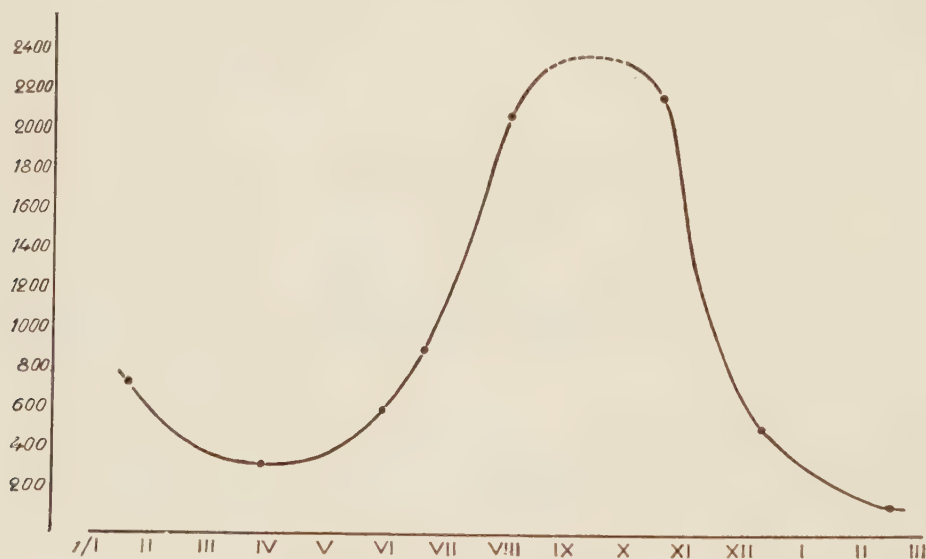


FIG. 2. — Variation saisonnière de la densité de population au cours de l'année 1938.

minimum, qui sera atteint au début de l'année 1939, est plus faible que celui de 1938; ce fait est dû à une période de froid intense qui eut lieu au début de 1939 (fig. 3).

La variation annuelle de densité de population résulte du déséquilibre existant aux différentes époques entre les causes de croissance et de décroissance de population.

Les causes de décroissance sont : d'une part, la migration et la conjugaison, phéno-

mènes rares, donc directement de peu d'influence ; d'autre part, la mortalité. Les périodes de température extrêmes et, surtout à Wimereux, de basses températures déterminent chez les Urcéolaires une grande mortalité, cause de beaucoup la plus importante de décroissance de population. En dehors de cette mortalité accidentelle, il se produit régulièrement, mais en faible proportion pendant toute l'année, un certain nombre de décès. On observe en effet toujours, aussi bien *in vivo* que sur les frottis, un certain nombre de petits individus d'aspect malingre, au noyau souvent incomplet. Qu'elle qu'en soit la cause, nous sommes certain de nous trouver là en présence d'individus en voie de lente disparition. La proportion de ces « mourants » par rapport au nombre total d'individus est toujours faible, de l'ordre de 0,04.

La principale cause de croissance de population est la division qui, ainsi que nous le verrons, suit un rythme annuel.

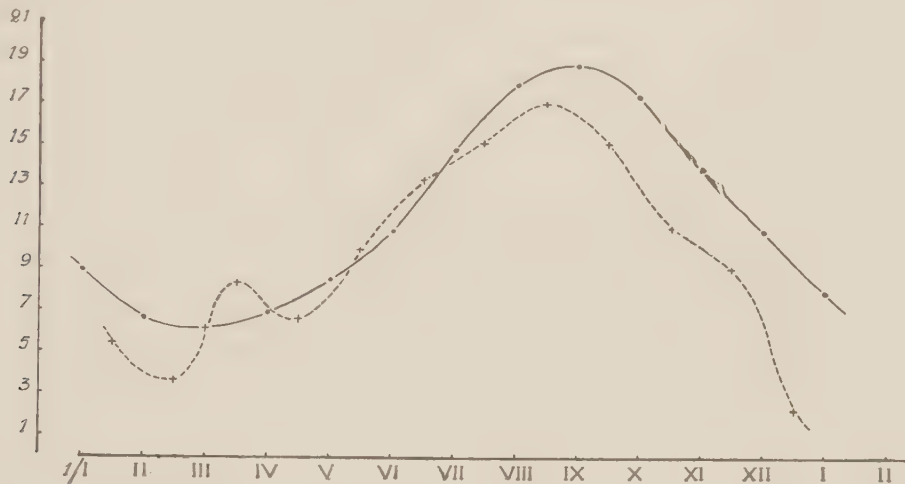


FIG. 3. — Variation, à Wimereux, au cours de l'année 1938, de la moyenne mensuelle de la température atmosphérique ----- et de celle de l'eau ———.

Variations suivant les conditions d'habitat des Patelles.

A. — INFLUENCE DE LA HAUTEUR DU NIVEAU DE L'HABITAT

S'il existe bien, chez tous les Urcéolaires, des Patelles de la zone intercotidale, une variation annuelle de la densité de population analogue à celle que nous venons de voir, l'amplitude de cette variation est différente suivant la hauteur de la zone considérée.

A Wimereux, le 26 mai 1939, quatre groupes de Patelles situées à des hauteurs différentes fournissaient, dans les conditions précédemment définies, les résultats suivants : Au niveau le plus élevé, 180 Urcéolaires par frottis ; au niveau le plus bas, avec une différence de durée d'immersion de l'ordre de 4 heures à chaque marée, 2 350 Urcéolaires par frottis. Deux groupes situés entre ces deux niveaux extrêmes présentaient, en descendant la zone intercotidale, les nombres intermédiaires 850 et 1 500. Il existe donc une grande influence de la hauteur du niveau d'habitat sur la densité de population des Urcéolaires, celle-ci le 26 mai 1939, croissant rapidement au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans la zone intercotidale.

Une seconde série d'observations, faite le 27 juillet 1939, soit trois mois après la précédente, montre : 5 000 Urcéolaires par lame chez les Patelles du niveau le plus haut, 2 800 pour le plus bas et des nombres intermédiaires pour les deux zones situées entre ces extrêmes.

Contrairement aux observations faites en mai, il y a donc, en juillet, décroissance de la densité de population au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans la zone intercotidale. L'augmentation saisonnière de population a été d'autant plus rapide que les Patelles appartenaient à un niveau plus élevé.

Comment peut-on interpréter ce résultat ?

Au sortir d'un hiver très rigoureux, une grande mortalité, due au gel, s'est produite chez les populations d'Urcéolaires, et cela d'autant plus que leurs hôtes appartenaient à un niveau plus élevé, moins longtemps soumis à la température plus douce de la mer. D'où les différences trouvées en mai. A partir de cette époque, cette cause très importante, mais accidentelle, de décroissance de population n'interviendra plus. Deux actions opposées vont tendre alors à égaliser les densités, puis à en inverser le sens comme on le constate en juillet :

1° Outre la faible mortalité normale, déjà signalée, qui se produit régulièrement et ne semble pas différer suivant la zone envisagée, la cause de décroissance de population due à la migration, négligeable pour les Urcéolaires des Patelles peu de temps immergées, devient au contraire notable chez celles soumises à de plus longues immersions, et cela d'autant plus, ainsi que nous l'avons vu lors de l'étude de la transmission du commensal, que la température est plus élevée, celle-ci favorisant l'activité du Protiste.

2° Parallèlement, la division est moins active chez les Patelles les plus longtemps immergées, car, ainsi que nous le verrons, celle-ci est déterminée par les conditions créées par l'émersion et inhibée par l'immersion.

Ces causes agissant en sens contraire vont rétablir l'égalité de population, puis vont amener les Patelles des niveaux élevés à présenter une densité d'Urcéolaires supérieure à celle des niveaux plus bas, jusqu'à ce que des températures extrêmes déterminent à nouveau une grande mortalité chez les Urcéolaires des Patelles les moins longtemps protégées par l'influence tempérée de la mer. Ces températures mortelles sont, surtout à Wimereux, les basses températures; en été, dans cette région, nous avons toujours constaté une plus grande densité de population chez les Patelles des niveaux élevés; par contre, à Dinard, pendant l'été 1947, qui fut particulièrement chaud, nous avons constaté une chute brusque de densité de population chez les Patelles des niveaux élevés, due certainement à la chaleur excessive.

B. — INFLUENCE DE LA DISPERSION LE LONG DE LA CÔTE, A UN MÊME NIVEAU

Entre des groupes de Patelles situés au même niveau de la zone intercotidale, mais dispersés le long de la côte, il existe aussi des différences de densité de population de leurs Urcéolaires. Ces différences sont toutefois plus faibles que celles étudiées précédemment et restent souvent dans la limite de nos erreurs, n'excédant pas les différences qui peuvent exister entre deux lots de Patelles récoltés aussi près que possible d'un même point. Cependant, ces différences sont nettes lorsqu'on s'adresse à des lots

situés sur des facies rocheux très différents; ainsi, pour quatre groupes de Patelles d'un même niveau, mais distants les uns des autres, observés le 29 juillet 1939, on trouve :

1 ^{er} groupe :	Patelles sous algues. Densité des Urcéolaires	4 200	par frottis.
2 ^e »	200 m. du précédent. Patelles sur rocher dénudé	2 400	»
3 ^e »	500 m. du premier. Patelles sur rocher avec algues....	3 500	»
4 ^e »	800 m. du premier. Patelles sur rocher dénudé	2 500	»

Les deux plus fortes densités observées, sensiblement égales (3 500, 4 200), proviennent toutes deux de Patelles protégées par une abondante végétation, les deux plus faibles (2 400, 2 500) de Patelles situées sur des rochers dénudés. Nous attribuons ces variations à des différences de la mortalité due, pendant l'hiver, aux basses températures, les Patelles étant, lors de leur émergence, plus ou moins bien protégées du froid par la végétation sous laquelle elles peuvent être enfouies, la forme et l'orientation de leur support.

Variation en fonction de la taille des Patelles.

Les variations de densité de population des Urcéolaires mises ci-dessus en évidence furent étudiées sur des Patelles de taille moyenne sensiblement égale. Cette densité de population varie en effet suivant la taille de l'hôte, ainsi que les observations suivantes vont le montrer. Nous nous sommes adressé, pour celles-ci, à des groupes de Patelles de taille sensiblement égale, mais différente d'un groupe à l'autre, récoltées au même endroit et sur lesquelles, comme toujours, nous prélevions 4,5 cm de branchie. L'observation des frottis, exécutés suivant les méthodes habituelles, se résume ainsi, chacun des groupes comprenant une quinzaine de Patelles :

1 ^{er} groupe :	Grosses Patelles (longueur moyenne de branchie : 9,5 cm.), en moyenne par frottis	2 750	Urcéolaires.
2 ^e »	Patelles de taille moyenne (longueur de branchie : 7,5 cm)	1 750	»
3 ^e »	Petites Patelles (longueur de branchie : 4,5 cm, soit l'unité de longueur)	1 500	»

Ces nombres différents justifient la précaution que nous avons prise, dans les expériences précédentes, de ne prélever une même longueur de branchie que sur des Patelles sensiblement de même taille. Ils montrent que le nombre total d'Urcéolaires sur la branchie (5 800, 2 900, 1 500) décroît avec la taille de la Patelle. Cependant, si on compare ces résultats aux carrés des longueurs des branchies, on constate que le nombre d'Urcéolaires par unité de surface diffère peu (64, 52, 74).

Autres variations.

Les observations précédentes se rapportent aux Urcéolaires de la *Patella vulgata* de Wimereux, seule espèce de Patelle présente dans cette région. A Dinard, où trois espèces sont représentées (*Patella vulgata*, *intermedia*, *aspera*), on constate qu'outre ces variations, il en existe également de spécifiques. En particulier, les *Patella aspera* paraissent toujours présenter une plus grande quantité de commensaux. Signalons encore que, dans

les mares à Lithothamnion de cette région, où les *Patella aspera* sont presque uniquement représentées, celles-ci présentent toujours des quantités considérables d'Urcéolaires de l'ordre de 30 000 à 40 000 en été, dépassant ainsi de plus de 10 fois les nombres les plus forts trouvés sur les *Patella vulgata*.

Conclusions.

La densité de population des Urcéolaires sur la branchie, assez constante chez les *Patella vulgata* de même taille, récoltées à la même époque et au même endroit, varie en fonction de la taille de leur hôte et pour des Patelles de même taille, en fonction de la saison et du lieu de récolte, l'amplitude de la variation saisonnière étant différente aux divers niveaux de la zone intercotidale. Ces variations sont dues, pour la plus grande part, aux déséquilibres différents entre l'intensité de la division et celle de la mortalité, cette dernière provoquée surtout par les températures extrêmes.

CHAPITRE IV. — ÉTUDE DE LA DIVISION

Le premier auteur ayant vu un stade de division chez les *Urceolaridæ* est STEIN, en 1851; mais, ne l'identifiant pas, il créa pour lui une espèce nouvelle : *Trichodina digitodiscus*.

En 1885, LIEBERKUHN, dans un travail inédit signalé par BUTCHLI, reconnut la division chez une Trichodine indéterminée, mais la première description, d'ailleurs sommaire du phénomène, fut faite par FABRE-DOMERGUE, en 1888, chez *Leiotrocha serpyllarum*.

WALLENGREN, en 1897, décrivit et figura quelques aspects de la division, et plus particulièrement ceux ayant trait au péristome et à l'appareil de fixation de *Cyclochaeta domergui*, *Urceolaria mitra*, *Trichodina steini*.

CAULLERY et MESNIL, en 1905, chez *Trichodina patellæ*, puis PESCHKOVSKY, DILLER, FULTON, NOBLE, signalèrent ou décrivirent la division chez divers *Urceolaridæ*.

En 1928, ZICK en décrivit les différents aspects chez *Urceolaria korschelti*.

En 1929, ARIAKE, trouvant des quantités de Trichodines sur les branchies et nageoires de divers Poissons, et se basant sur les différences de structure de la ventouse, décrivit 5 espèces nouvelles (*Trichodina gotoi*, *pulchra*, *ehrembergis*, *mirabilis*, *annulata*) qui ne sont, en réalité, que des stades de reconstruction de l'appareil de fixation, après division, d'une espèce qu'il ne détermine pas. Cet auteur tomba donc dans l'erreur de STEIN.

En 1937, CHATTON et VILLENEUVE décrivirent la division du péristome chez *Cyclochaeta astropectinis*.

Enfin, en 1944, LAURA HUNTER COLWIN décrivit la division chez l'*Urceolaria synaptæ* — (?) du *Thyone Briareus*.

Chez l'*Urceolaria patellæ*, la division diffère peu des aspects décrits chez les autres espèces et, en particulier, ses phénomènes nucléaires normaux, que nous allons d'abord décrire, correspondent à ceux figurés par ZICK lors de son étude de l'*Urceolaria korschelti*, espèce qui, ainsi que nous l'avons déjà signalé, doit être très proche de l'*Urceolaria patellæ*, si même elle en est distincte.

I. — Quelques aspects de la division.

1° PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES

A. — Le premier phénomène nucléaire observable de la division est la rétraction des branches du macronucleus (fig. 4, *b*), rétraction presque toujours asymétrique se poursuivant jusqu'à ce que le macronucleus présente l'aspect d'une masse plus ou moins sphérique, prenant fortement les colorants et dans laquelle on ne distingue aucune structure (fig. 4, *c* et *d*).

Pendant cette modification du macronucleus, le micronucleus augmente de volume ; sa structure, déjà filamenteuse à l'état de repos, devient de plus en plus nette ; il s'étire, la chromatine se rassemble aux pôles du fuseau en stries longitudinales, quelquefois d'aspect légèrement granuleux, et va constituer ainsi deux masses qui vont peu à peu s'écarter l'une de l'autre (fig. 4, *b*, *c*, *d*). De même qu'il le fut constaté chez d'autres espèces d'Urcéolaires, nous n'avons jamais observé ici de centrosome et il n'y a pas de prophase, ni de métaphase distinctes.

B. — La masse du macronucleus s'étire en même temps que le corps de l'animal. Un étranglement du corps apparaît, se développant plus vite dans la zone du péristome ; simultanément, a lieu celui du macronucleus et ces deux étranglements vont se poursuivre parallèlement. La partie centrale du macronucleus devient plus claire et on peut y distinguer une structure striée. Enfin, le sillon s'accroissant toujours, la scission se produit et la mince bande réunissant encore les deux fragments macronucléaires se scinde (fig. 4, *e*, *f*, *g*). Les deux cellules filles vont alors rester encore quelque temps réunies par un très fin cordon qui finira par se rompre à la suite de leurs mouvements. Cette rupture se fait généralement par torsion, une des cellules filles adhérant au substrat par sa ventouse, et l'autre tournant rapidement autour de l'axe constitué par le fin pont cytoplasmique qui les relie.

Pendant cette évolution du macronucleus, les deux masses nucléaires, toujours reliées entre elles par les fibres du fuseau, continuent à s'écarter (fig. 4, *e*) ; arrivées à une certaine distance l'une de l'autre, elles s'en libèrent (fig. 4, *f*) et viennent se placer aux extrémités du macronucleus étiré (fig. 4, *g*). Les fibres disparaissent alors très rapidement. L'enchevêtrement des fibres, dû à ce que les deux futurs micronuclei s'écarterent l'un de l'autre avec un mouvement plus ou moins complexe, qui semble être généralement un léger mouvement hélicoïdal cyclique, ne nous a pas permis de les compter avec certitude ; au moment de la séparation des deux fragments du micronucleus, leur nombre doit être voisin de 12 ; au fur et à mesure de l'étirement, ce nombre diminue et cela est dû au fait que certaines fibres se détachent et sont résorbées presque aussitôt. Cet ordre de grandeur correspond à ceux trouvés chez d'autres Urcéolaires. M^{me} PESCHKOVSKY, en effet, signalait avoir compté 12 chromosomes en observant la division de l'*Urceolaria mitra* ; ZICK, dans ses figures de la division de l'*Urceolaria korschelti*, représente, sur l'une, 9 filaments et sur l'autre 8 (il s'agit de deux phases assez avancées) ; enfin, M^{me} COLWIN, chez l'*Urceolaria synaptæ* (?), pense que leur nombre est plus grand que 12.

C. — Après sa division, le macronucleus va parcourir, dans chaque individu fils, l'évolution inverse de celle signalée au premier paragraphe : rassemblé d'abord en une

masse en forme de goutte (fig. 4, *h* et *i*); à ses extrémités apparaissent des expansions à partir desquelles les branches du macronucleus se reconstituent. Comme pour la rétraction, l'expansion des branches est très généralement asymétrique (fig. 4, *j*), car l'évo-

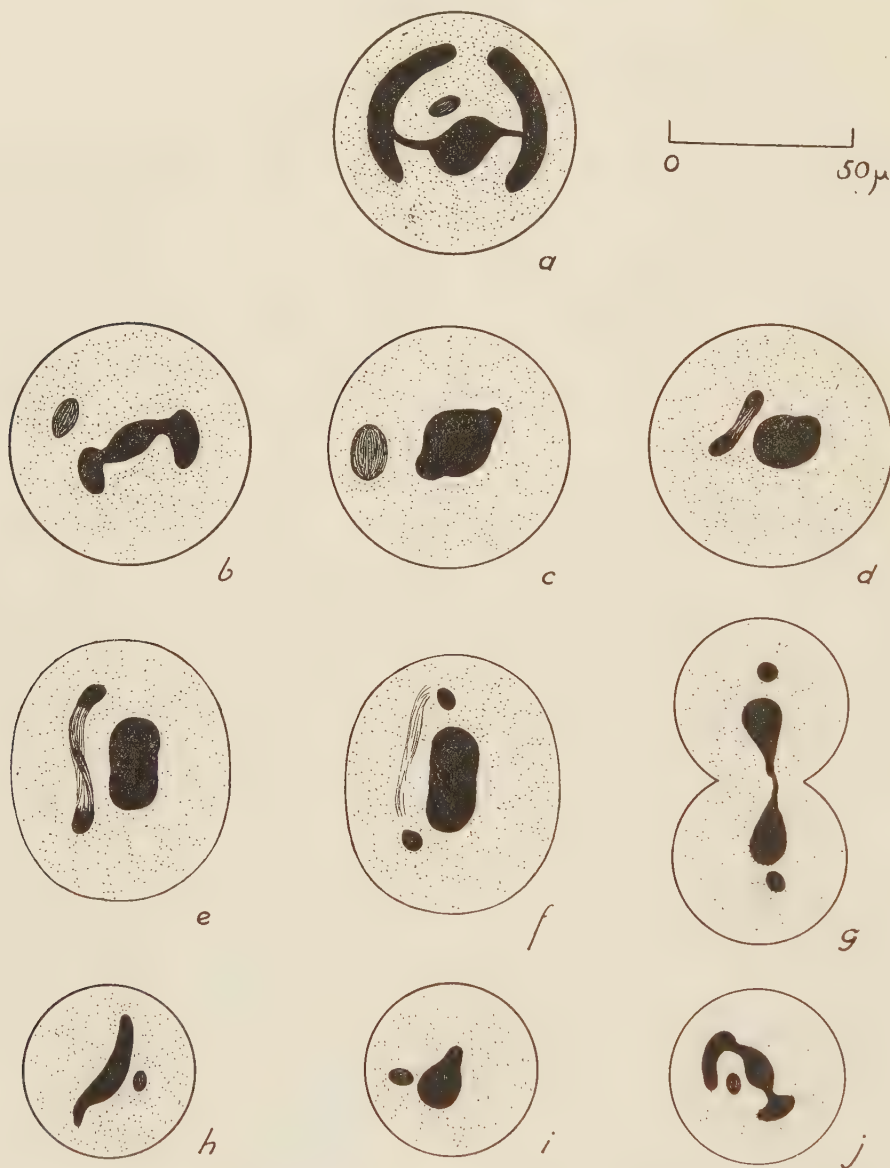


FIG. 4. — *Processus normal de division*. — *a* : appareil nucléaire à l'état de repos. — *b*, *c*, *d* : stades A de division (rétraction du macronucleus). — *e*, *f*, *g* : stades B (étirement et scission). — *h*, *i*, *j* : stades C (reconstitution).

lution des deux branches n'est pas synchrone et, dans chacune d'elles, un côté évolue plus rapidement que l'autre. Les parties des branches qui commencent les premières leur reconstitution, puis vont la poursuivre le plus rapidement, sont très généralement celles

dont les masses originelles se trouvent le plus près du micronucleus, et cela quelle que soit la position du micronucleus dans la cellule.

Pendant ce temps, le micronucleus prend sa structure de repos.

REMARQUE. — Nous aurons souvent à envisager ces phases; aussi, pour simplifier leur désignation, nous distinguerons les trois stades correspondant à chacun des trois paragraphes ci-dessus. Le stade A correspondra aux Urcéolaires dont l'appareil nucléaire présente une évolution allant jusqu'au rassemblement du macronucleus en une masse sphérique, et donc au début de la séparation des deux futurs micronuclei (fig. 4, *b, c, d*). Le stade B ira depuis le début de l'étirement du corps de l'animal, et donc du macronucleus, jusqu'à la scission (fig. 4, *e, f, g*). Le stade C correspondra, enfin, à la reconstitution de l'ensemble normal (fig. 4, *h, i, j*).

ABERRANCES NUCLÉAIRES. — Nous avons rencontré des individus en voie de division dont le matériel nucléaire ne se comportait pas exactement comme nous venons de le décrire. Ces cas aberrants sont normalement rares; ainsi, pendant l'année 1938, sur 313 000 Urcéolaires provenant de *Patella vulgata* récoltés à Wimereux, nous avons observé 460 divisions dont 7 seulement ne se conformaient pas au processus normal. Ces 7 individus provenaient de Patelles récoltées à un niveau élevé de la zone intercotidale.

Ces anomalies consistent essentiellement dans le fait que le macronucleus, au stade A, se rassemble en plusieurs masses, au lieu d'une seule, phénomène dû à une ou plusieurs ruptures se produisant dans le macronucleus au niveau de zones de moindre résistance, pendant sa rétraction ou même avant celle-ci. On a vu en effet, lors de la description de l'*Urceolaria patellæ*, que la partie centrale du macronucleus se trouve réunie à ses deux branches par deux ponts d'une plus ou moins grande finesse; exceptionnellement, chez certains individus, un de ces ponts, ou même parfois les deux, sont brisés; lors du stade A de division, chacune des parties du macronucleus se comporte alors comme si elle était seule, en se rassemblant en une masse. Ainsi peut-on rencontrer des individus au stade A, dont le macronucleus est rassemblé en deux, trois masses distinctes ou même plus, suivant le nombre de ruptures qui ont pu se produire; dans ce dernier cas, en plus de la rupture des ponts joignant les branches à la partie centrale, il s'en produit dans les branches elles-mêmes. Ces « cassures » accidentelles du macronucleus sont sans rapport avec sa division normale (1) qui se produira par la suite et qui semble ne dépendre que de la scission du corps de l'animal.

Les figures 5, *k, l, m, n*, donnent des exemples de ces aberrances.

Si celles-ci ne sont qu'exceptionnelles dans les conditions normales de vie de l'hôte, à l'intérieur de la zone intercotidale, il n'en est pas de même dans d'autres conditions. Le fait qu'elles s'observent sur des Urcéolaires provenant des *Patella vulgata* les plus longtemps émergées, joint à celui que, chez des Patelles maintenues expérimentalement quelque temps à sec, leur proportion augmente, nous a amené à rechercher si la durée d'émersion de l'hôte avait ici une influence.

(1) ZICK, étudiant la division nucléaire de l'*Urceolaria korchelti*, a signalé un individu, au stade A, qui présentait deux fragments macronucléaires sphériques et un micronucleus en début de division; il attribuait cette anomalie au fait que le macronucleus s'était divisé prématurément. Si on donne au mot division sa signification habituelle ayant trait au macronucleus, nous ne sommes pas de l'avis de ZICK, et l'examen de la figure qu'il donne montre qu'il s'agit là d'une aberrance rentrant dans le cadre ci-dessus; il s'agit en particulier d'un stade A dont le macronucleus s'est rassemblé en deux masses distinctes à la suite d'une rupture accidentelle.

Pour cela, nous avons récolté, à Wimereux, en mai, époque à laquelle les divisions sont nombreuses, un grand nombre de Patelles; un groupe de celles-ci fut maintenu à sec, en aquarium, un second groupe était soumis à des marées expérimentales, un troisième constamment immergé, enfin un dernier groupe, restant normalement dans les rochers, servait de témoin.

Trois séries de fixation furent faites : la première, le 29 mai 1939, jour de la récolte, de 7 h. à 24 h. La seconde, le 31 mai (56 h. après la récolte), de 14 h. à 22 h. La troisième, le 2 juin (100 h. après la récolte), de 10 h. à 22 h.

Leur examen montre : l'absence de divisions aberrantes chez les Urcéolaires des Patelles constamment immergées (observation portant sur 70 000 Urcéolaires, dont 268 divisions); leur rareté chez les Urcéolaires des Patelles témoins, ainsi que sur celles qui subissaient en aquarium des marées expérimentales. Pour toutes celles-ci, en effet, dans aucune des trois séries de fixation, leur nombre n'excède 0,2 % des divisions normales (total de 7 divisions aberrantes, sur 3 750 divisions observées, portant sur 292 000 Urcéolaires). Au contraire, le groupe de Patelles maintenues à sec fournit les résultats suivants pour les trois séries d'observations (portant sur 101 000 individus, dont 1 120 divisions). Le 29 mai, jour de la récolte, le pourcentage des divisions aberrantes, par rapport aux divisions normales, est de 0,4 %; le 31 mai, 30 %; le 2 juin, 80 %. Ainsi, au fur et à mesure que les Patelles restent plus longtemps émergées, le pourcentage des divisions aberrantes s'élève et, au bout de quelques jours, le processus de division normale est devenu exceptionnel. Par ailleurs, dans un même lot, on observe, d'une Patelle à l'autre, d'importantes différences de ces pourcentages; ainsi, dans la seconde série d'observations, chez les Urcéolaires de certaines Patelles, on n'observe que des divisions normales; chez d'autres, au contraire, toutes les divisions sont aberrantes. On doit chercher l'explication de ce phénomène dans le fait que les Patelles, adhérant ici à la paroi plane de l'aquarium, ne protègent pas toutes également leur branchie contre la dessiccation, en raison de la forme de leur coquille adaptée à leur nid sur les rochers. Les plus faibles pourcentages sont trouvés ici chez les Patelles dont la coquille présente la forme qui les met le mieux à l'abri de la dessiccation. On doit donc certainement rechercher la cause des aberrances observées dans la modification du milieu branchial due à l'émersion prolongée.

Le grand nombre de divisions aberrantes observées dans ces conditions permet de préciser le phénomène.

Stade A. — Comme décrit précédemment, lors de sa rétraction, le macronucleus se fragmente en plusieurs masses; mais, ici, cette évolution est particulièrement lente par rapport à la division du micronucleus, et cela d'autant plus que la durée d'émersion augmente. Cette différence dans la vitesse d'évolution des deux noyaux s'observe ici chez tous les stades A, qu'il y ait ou non fragmentation du macronucleus.

La figure 5, o, montre, sans qu'il y ait fragmentation du macronucleus, le décalage d'évolution des deux noyaux; le macronucleus est au début de sa rétraction, mais le micronucleus est déjà divisé depuis longtemps. Les deux systèmes nucléaires sont normaux, mais décalés (à comparer avec les figures 4, b, et 5, l).

Figures 5, p et q : Rétraction du macronucleus en un nombre variable, deux (fig. 5, p), cinq (fig. 5, q) fragments.

Stade B. — Lors de la scission du corps de l'Infusoire, chaque individu fils emporte un nombre variable de fragments du macronucleus suivant la place occupée par ceux-ci

dans la cellule. Les fragments situés vers la partie centrale se sont étirés avec le corps de l'Infusoire, et scindés inégalement suivant leur position par rapport au plan de scission.



FIG. 5. — *Divisions aberrantes*. — *k, l, m, n* : stades A. — Exemples de fragmentation du macronucleus en 2, 3 et 5 masses, par rupture d'un des ponts nucléaires, des deux et de ruptures dans les branches elles-mêmes. *o, p, q* : stades A. — Décalage d'évolution entre le macronucleus et le micronucleus. *r* : stades B. — Les deux micronuclei seront entraînés par le même individu. *s, t, u, v* : stades C. — Exemples de reconstitution du macronucleus.

Dans les divisions normales, ou les rares divisions aberrantes observées chez les témoins, la division du micronucleus s'effectue lors de l'étirement du corps de l'Infusoire, suivant le grand axe de l'ellipsoïde ainsi formé, et chacun des individus fils reçoit un des

deux micronuclei. Ici, au contraire, le décalage d'évolution signalé au stade A fait qu'au moment de l'étirement du corps de l'Infusoire, le micronucleus est déjà divisé depuis longtemps. Ainsi que les fragments du macronucleus, les deux micronuclei occupent alors une place quelconque dans la cellule, et il peut se faire qu'au moment où le plan de scission se forme, les deux micronuclei se trouvent du même côté de celui-ci; un des deux individus fils emportera alors deux micronuclei, l'autre aucun. La figure 5, *r*, représente un de ces cas. On a donc la possibilité d'obtenir expérimentalement des individus sans micronucleus ou à deux micronuclei.

Stade C. — Le micronucleus a repris sa forme et sa structure définitives, le macronucleus se reconstitue. Cette reconstitution se fait d'une façon très particulière, à partir des fragments épars dans le protoplasme. Les figures 5, *s*, *t*, *u*, *v*, montrent diverses phases de cette évolution. Les fragments s'étirent, se rapprochent à la façon d'un puzzle, puis fusionnent leur chromatine. Des zones claires de faible densité de chromatine indiquent pendant quelque temps les zones de soudure. Dans quelques cas, il ne semble pas que la totalité des fragments participe à cette reconstitution, mais que certains, notamment les plus petits, dégénèrent.

Nous verrons, dans un autre travail, que chez les Urcéolaires des Patelles subissant dans des conditions normales de longues périodes d'émersion, tels les *Patella lusitanica* méditerranéennes, on retrouve les phénomènes que nous venons de signaler et qu'en plus ceux-ci s'accompagnent de modifications nucléaires permanentes.

En résumé, la fragmentation du macronucleus, lors de sa rétraction, tient à la formation de régions de moindre résistance provoquées par des modifications du mucus branchial de l'hôte à la suite d'émersion prolongée. Ces conditions anormales ont également pour effet de ralentir le processus d'évolution du macronucleus et de retarder la scission de la cellule, ce qui permet la formation d'individus sans micronucleus ou à deux micronuclei.

2° DIVISION DE L'APPAREIL DE FIXATION

La division de l'appareil de fixation correspond au processus décrit par WALLENGREN chez *Cyclochæta domergi* et *Trichodina steini*, espèces à anneau denté. Chez l'*Urceolaria patellæ*, pendant le stade A, l'anneau reste normal; au début du stade B, c'est-à-dire lors l'étirement de l'individu, l'anneau devient elliptique et se brise suivant son petit axe par désimbrication de deux pièces jointives. Au stade C, un anneau brisé, d'un nombre de pièces environ moitié moindre, s'est à peu près réorganisé, mais va disparaître peu à peu. Simultanément, un nouvel anneau se forme; il apparaît d'abord comme une mince bande sombre située autour de l'ancien anneau; elle augmente de volume; on voit apparaître de fines pièces qui vont prendre bientôt leur aspect définitif et le nouvel anneau sera reconstruit. Les figures 1, 2, 3, 4 (planche II) représentent quelques phases de ce phénomène.

3° DIVISION DU PÉRISTOME

Nous avons étudié la division du péristome chez l'*Urceolaria patellæ*, sur des frottis, en employant la technique d'imprégnation argentique de CHATTON et LWOFF. Cette technique met en évidence, chez les individus en période interscissiale, une polycinétie interne

formant la lèvre interne de la bouche et une haplocynétie externe formant la lèvre externe (fig. 6, a). La division de ces formations se conforme au processus décrit par CHATTON et VILLENEUVE chez *Cyclochæta astropectinis*; elle se fait longitudinalement et est accompagnée de la régénération de certains éléments. Les deux péristomes constitués se séparent par une suite de mouvements et, sans avoir encore leur structure définitive, se disposent de chaque côté du sillon de division (schémas b, c, d, fig. 6). Ces derniers stades, avant même CHATTON et M^{lle} VILLENEUVE chez *Cyclochæta astropectinis*, avaient été vus et figurés par WALLENGREN chez *Trichodina steini*.

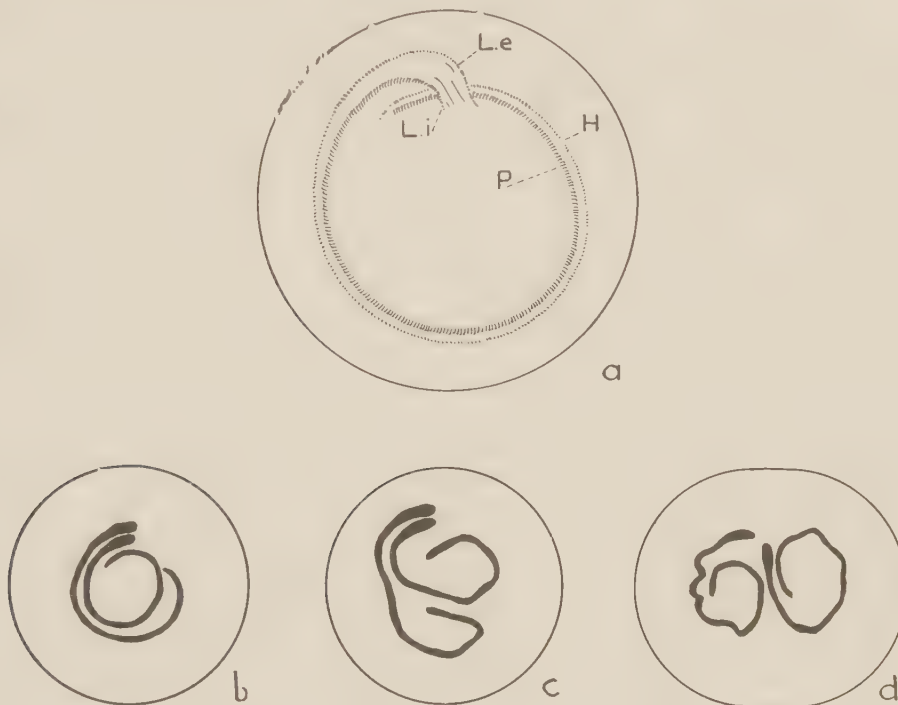


FIG. 6. — Péristome imprégné à l'argent. a : Période interscissiale. Le = Lèvre externe, Li = Lèvre interne, P = Polycynétie, H = Haplocynétie. — b, c, d : Division. Les deux nouveaux péristomes se dégagent l'un de l'autre.

II. — Variation saisonnière de l'abondance des divisions.

Au cours de l'examen des frottis exécutés en 1938, et utilisés précédemment à l'étude de la variation saisonnière de la densité de population, nous avons noté les stades de division rencontrés. Ces observations vont permettre d'étudier la variation saisonnière du rapport existant entre le nombre de divisions et le nombre d'individus.

Sur 128 900 individus observés, nous n'avons trouvé que 323 divisions ; leur répartition est indiquée dans le tableau V.

La courbe (fig. 7) construite en portant en abscisses les temps, en ordonnées le nombre de divisions pour 1 000 individus, montre que les divisions, très rares en janvier,

augmentent rapidement en nombre pendant les mois suivants; leur proportion paraît être maximum vers le mois de mai; puis la courbe décroît progressivement jusqu'à une valeur très faible, peut être nulle, en décembre-janvier.

TABLEAU V

Date de fixation	Nombre d'individus	Nombre de divisions	Nombre de divisions %
15-20-I-1938	27 700	13	0,47
25-27-III »	6 000	43	7,2
24-26-V »	12 500	89	7,1
19-VI »	7 400	37	5
3-VIII »	19 000	77	4
11-29-X »	44 000	63	1,4
8-12-VII »	9 590	0	0 (?)
8-13-II-1939	2 700	1	0,37 (?)

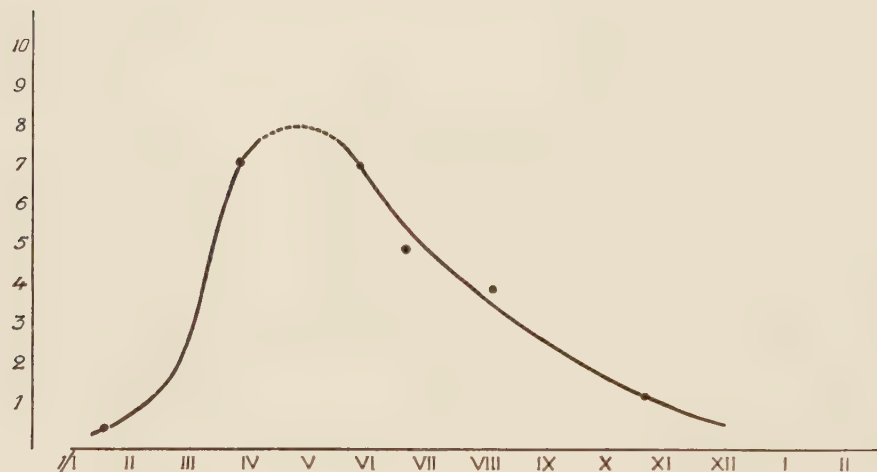


FIG. 7. — Variation saisonnière du nombre de divisions observées pour 1 000 individus.

III. — Durée de division observée sur le vivant.

Sur le vivant, l'étude de la durée de division présente certaines difficultés; on a vu, en effet, que la division est rare (rappelons qu'en 1938, à l'époque la plus favorable, le nombre de divisions n'excéda pas 8 ‰); de plus, le stade A, seulement reconnaissable par son aspect nucléaire, ne peut être identifié sur le vivant; le stade C peut être reconnu aux modifications de l'appareil de fixation, mais celles-ci sont seulement observables à un assez fort grossissement, sur des individus immobiles, conditions incompatibles avec une vie normale. L'évolution du stade B (allongement du corps et scission) peut seule être suivie. Il y a donc là une première difficulté; en effet, si la division est déjà rare, le stade B l'est naturellement encore plus, et si nous remarquons que, pour observer sa durée, il faut le trouver à son début, les chances de rencontre sont extrêmement restreintes. Cette recherche ne pouvant se faire que sur des Urcéo-

laïres séparés de leur hôte et, comme nous l'avons vu, leur durée de vie étant dans ces conditions très limitée, le temps nécessaire à trouver l'individu intéressant, à l'isoler et à le prélever, est trop long pour que, dans la majorité des cas, il puisse être observé dans des conditions satisfaisantes. Enfin, si le début du stade B est facilement reconnaissable sur l'individu fixé, il n'en est pas de même sur le vivant, cela surtout en raison de la grande mobilité des Urceolaires, et nous ne pouvons identifier que des stades B plus ou moins avancés; les durées que nous pourrions obtenir en observant leur évolution seront donc erronées. Quand ce rare individu était trouvé, il était isolé, prélevé avec une micropipette et transporté, avec la légère quantité d'eau aspirée avec lui, dans une goutte d'huile de paraffine.

Dans ces conditions, nous avons observé l'évolution d'un certain nombre d'individus au stade B, à une température de 13°. Dans la plupart des cas, leurs mouvements se ralentissent au bout d'une heure ou deux et des phénomènes de vacuolisation se produisent, faisant perdre tout sens aux durées observées. Nous avons cependant pu suivre l'évolution du stade B sur deux individus qui parurent rester en bon état : l'un fournit une durée de 3 h., l'autre de 3 h. 1/2.

Les stades de division, qui ont permis l'étude de la variation saisonnière (p. 143), se décomposaient en 177 st. A, 91 st. B, 110 st. C; en admettant que les durées des différents stades soient proportionnelles aux nombres d'individus observés à ces stades, les durées relatives de ceux-ci sont : $\frac{177}{323}, \frac{91}{323}, \frac{55}{323}$ (1), soit en gros 0,5, 0,3, 0,2. Dans les deux cas d'évolution du stade B observée sur le vivant, on peut donc présumer que la durée totale du phénomène est de l'ordre de 10-12 h.

L'observation sur le vivant ne peut ainsi donner qu'un ordre de grandeur, très critiquable pour les raisons exposées, et nous estimons que, même s'il était possible de prélever rapidement sur la branchie un individu au stade A, tout au début de la division, et de pouvoir en observer l'évolution dans un microgoutte sous le microscope, rien ne prouverait que, même dans des conditions égales de température, sa durée serait bien la même que dans les conditions normales, sur la branchie. Nous verrons par la suite des méthodes permettant, dans les conditions normales de vie, d'évaluer cette durée.

IV. — Calcul théorique de la durée de division.

1° EXPOSÉ DE LA MÉTHODE

Soit $y = f(t)$, l'équation d'une courbe représentant les variations du nombre d'individus d'une population de Protistes. Si nous appelons δ le nombre de divisions qui débutent par jour et pour 1 000 individus, t_1 la durée de la division, les ordonnées d'une courbe représentant les variations de la densité des divisions sont : $g(t) = t_1 \delta$. Pendant le temps Δt , $\delta \Delta t$ divisions débutent pour 1 000 individus; comme il y a y individus observés, le nombre de divisions qui débutent pour ces y individus est :

$$\delta \Delta t \frac{y}{1\,000};$$

(1) Nous faisons intervenir non pas le nombre de stades C observés mais seulement la moitié de ce nombre; deux stades C observés ne correspondent en effet qu'à un stade A ou B, ils proviennent d'une seule division et non de deux.

d'autre part, ce nombre est Δy , puisqu'à une division correspond un accroissement de y de 1 individu, donc :

$$\Delta y = \delta \Delta t \frac{y}{1\,000}; \quad \frac{\Delta y}{\Delta t} = \frac{\delta y}{1\,000};$$

d'autre part :

$$t_1 \delta = g(t);$$

d'où :

$$t_1 = \frac{g(t)}{\delta} = \frac{g(t)}{1\,000} \frac{y}{\frac{\Delta y}{\Delta t}} \quad (1)$$

Cas d'une longue durée. — Dans le cas où t_1 , durée de la division, serait grand, de l'ordre de quelques jours par exemple, on ne peut supposer que le δ correspondant à ces t_1 jours est constant.

Dans l'équation $t_1 \delta = g(t)$, δ représente la moyenne des valeurs de δ pour les t_1 jours qui ont précédé le jour t où est observé $g(t)$, ce n'est donc pas le δ correspondant au jour t ; or, pour celui-ci, $\Delta y = \frac{\delta y}{1\,000}$ dépend évidemment de la valeur véritable de δ ce jour, et non d'une valeur moyenne de δ prise sur une valeur de t_1 jours précédant le jour t ; la valeur de δ le jour t peut être considérée comme la valeur moyenne de δ pendant la période qui s'étend de $\frac{t_1}{2}$ jours avant, à $\frac{t_1}{2}$ jours après t . Or, dans l'équation $t_1 \delta = g(t)$, l'ordonnée $g(t)$ correspond au jour t ; cela montre que, dans la relation (1), le facteur $g(t)$ ne doit pas avoir la valeur qu'on a observée le jour t , mais la valeur observée $\frac{t_1}{2}$ jours après. Autrement dit, après avoir construit la courbe $g(t)$, il faut lui faire subir une translation vers l'origine de $\frac{t_1}{2}$ jours; de cette façon, l'ordonnée qui correspondra au jour t sera en réalité celle que l'on observe au jour $t + \frac{t_1}{2}$, et c'est bien cette ordonnée qui doit figurer dans l'équation (1). Pour calculer t_1 , on procédera par approximations successives : un premier calcul de t_1 sera fait sans déplacer la courbe $g(t)$ et donnera une valeur t'_1 on déplacera $g(t)$ de $\frac{t'_1}{2}$ vers l'origine et on referra le calcul, on trouvera une valeur plus approchée t''_1 ; on recommencera en déplaçant $g(t)$ de $\frac{t'_1}{2}$ vers l'origine et l'on trouvera t''_1 , et ainsi de suite. Lorsqu'une nouvelle approximation ne modifie pas sensiblement la valeur trouvée pour t , cette valeur peut être considérée comme la valeur cherchée.

Influence des facteurs de décroissance de la densité de population. — La théorie, telle que nous venons de l'exposer, ne tient pas compte de la diminution du nombre d'individus par mortalité, migration ou toute autre cause. Dans le cas où cette décroissance ne pourrait être déterminée, la formule que nous venons d'établir permettrait seulement d'avoir une limite supérieure de la durée de division. Si le nombre d'individus disparaissant peut être déterminé, nous en tiendrons compte de la façon suivante :

Soit N disparitions par jour et pour 1 000 individus, l'accroissement Δy du nombre d'individus en un temps Δt est :

$$\Delta y = (\delta - N) \Delta t \frac{y}{1\,000},$$

d'où :

$$\delta = \frac{1\,000}{y} \frac{\Delta y}{\Delta t} + N;$$

on a donc :

$$t = \frac{g(t)}{\delta} = \frac{g(t)}{N + \frac{1\,000}{y} \frac{\Delta y}{\Delta t}}.$$

En résumé, cette méthode d'application générale permet de déterminer une limite supérieure de la durée de division par l'observation de la densité de population et l'abondance des divisions à différentes époques; elle donne cette durée elle-même si l'on peut connaître la proportion d'individus qui disparaissent par mortalité ou toute autre cause.

2° APPLICATION A L'URCEOLARIA PATELLÆ

Nous avons précédemment étudié les variations saisonnières de la densité de population (p. 132, fig. 2) et de l'abondance des divisions (p. 144, fig. 7) de l'*Urceolaria patellæ* au cours de l'année 1938. Les résultats de nos observations sont rappelées dans le tableau VI.

TABLEAU VI

Date de fixation	Nombre de frottis	Nombre d'individus observés	Nombre moyen par frottis	Nombre de divisions	Nombre de divisions ‰
15-20-I	37	27 700	750	13	0,47
25-27-III	17	6 000	350	43	7,2
24-26-V	20	12 500	630	89	7,1
19-VI	8	7 400	930	37	5
3-VIII	9	19 000	2 100	77	4
11-29-X	20	44 000	2 200	68	1,4
8-12-XII	18	9 590	530	0	0 (?)
8-13-II	18	2 700	150	1	0,37 (?)

Ces nombres permettent de rechercher la durée de division en appliquant la formule :

$$t_1 = \frac{g(t)}{\frac{1\,000}{y} \frac{\Delta y}{\Delta t}}.$$

Plaçons-nous entre les jours moyens de fixation faite aux mois suivants : mars-mai, mai-juin, juin-août, août-octobre.

Mars-mai : 26 (jour moyen) mars : $g(t) = 7,2$ $y = 350$;
 25 (jour moyen) mai : $g(t) = 7,1$ $y = 630$,

d'où : $g(t) = 7,15$; $y = 490$; $\Delta y = 280$; $\Delta t = 60$ jours,

ce qui donne : $t_1 = \frac{7,15}{\frac{1\,000}{490} \frac{280}{60}} = 0,75 = 18$ h.

Un calcul analogue donne, pour les autres intervalles : mai-juin : 10 h. 1/2; juin-août : 6 h. 1/2; mai-août : 9 h. 1/2; août-octobre : 10 h. 1/2. Les températures moyennes que subirent les Patelles dans ces différents intervalles sont sensiblement les suivantes : mars-mai : 8°7; mai-juin : 13°; juin-août : 16°; mai-août : 14°5; août-octobre : 15°5. (Ces températures correspondent aux moyennes entre celles de l'air et de l'eau pendant les époques considérées; les Patelles utilisées ayant été récoltées à mi-

hauteur de la zone intercotidale, nous pensons pouvoir, en effet, lors d'une première approximation, considérer qu'elles furent soumises à ces moyennes.)

Ces résultats permettent de construire la droite a (figure 8), représentant la variation de la durée de division en fonction de la température.

On a vu que la formule employée devait aboutir à des limites supérieures de durées; en réalité, nous croyons qu'ici, ces durées doivent être proches des durées réelles; car, d'une part, nous attribuons une légère erreur par défaut aux points de fortes ordonnées de la courbe $g(t)$, et, d'autre part, les causes de décroissance de population, négligées

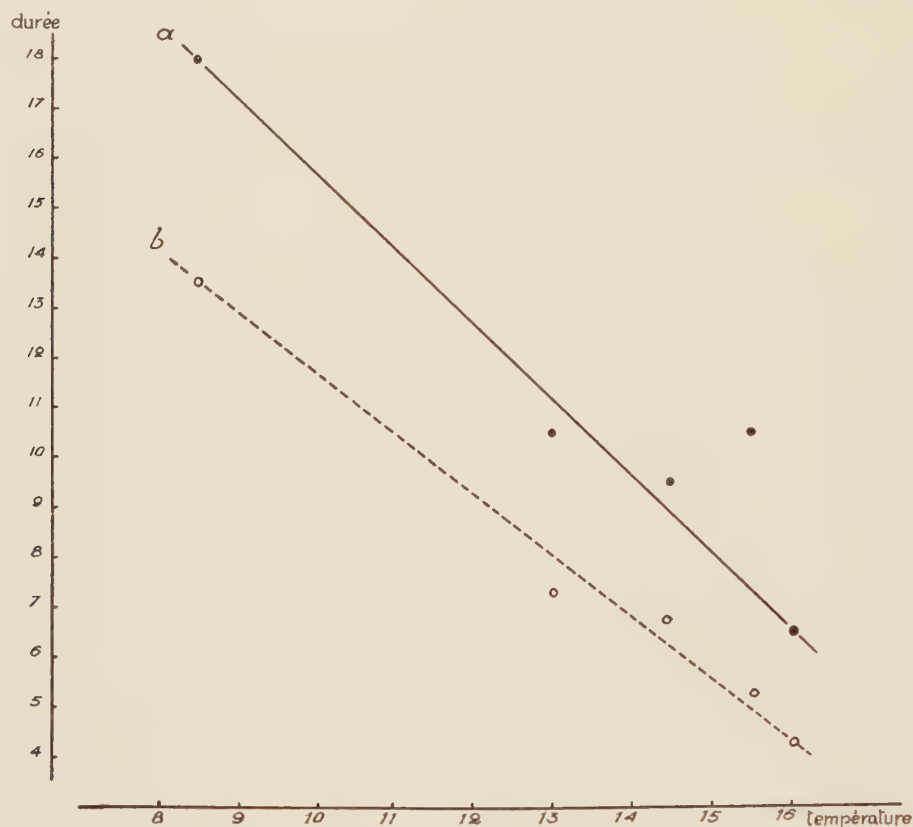


FIG. 8. — Variation de la durée de division en fonction de la température.
—— limite supérieure, ---- limite inférieure.

ici, et qui, dans les calculs, aboutissent à une erreur par excès, doivent intervenir de façon relativement faible, tout au moins aux périodes auxquelles nous nous sommes placé pour les calculs [$g(t)$ grand]. Ces deux erreurs de signes contraires doivent se compenser partiellement (1). Notons, enfin, que les deux résultats provenant de l'observation faite sur le vivant (voir p. 145) sont en accord avec ceux obtenus ici.

(1) Une remarque peut être faite sur le point aberrant de 15°5 (obtenu pendant la période août-octobre); la durée de division étant calculée sans tenir compte de la disparition d'individus, la décroissance de densité de population influera d'autant plus sur la durée calculée que la fonction $g(t)$ sera faible, et c'est précisément ce qui se produit en août-octobre [$g(t) = 2,7$], car, à ce moment, même si la perte d'individus n'a pas varié, la durée calculée, ne tenant pas compte de cette perte, sera beaucoup trop forte.

Influence de la mortalité. — Des causes telles que l'enkystement, la migration, la conjugaison, etc., n'existent pas ici, ou sont rares et interviennent donc peu dans les statistiques. La seule cause qui nous semble devoir être envisagée est donc la mortalité.

La mort accidentelle, due à des températures extrêmes qui entraînent de rapides et profondes variations de densité de population, ne peut intervenir ici, étant donné les époques auxquelles nous nous sommes placé pour les calculs. Cependant, en dehors de celle-ci, il semble, comme nous l'avons déjà signalé, qu'un certain nombre de morts se produisent à peu près régulièrement; nous avons en effet toujours observé, et cela aussi bien *in vivo* que sur les frottis, un certain nombre de petites *Urceolaria* d'aspect malingre, au noyau souvent incomplet. Quelle qu'en soit la cause, nous sommes certain de nous trouver là en présence d'individus en voie de disparition. La proportion de ces « mourants » par rapport au nombre total d'individus est la suivante :

Epoque	$\frac{\text{Nombre de « mourants »}}{\text{Nombre total d'individus}}$
25-27 mars 1938	0,048
24-26 mai.....	0,052
19 juin.....	0,05
3 août.....	0,03
11-29 octobre.....	0,04

Pour tenir compte de ces nombres, dans la formule (1), considérons le rapport :

$$\lambda = \frac{\text{Nombre de « mourants »}}{\text{Nombre total d'individus}}$$

Le nombre N est évidemment proportionnel à λ :

$$N = K\lambda.$$

Si t_1 est la durée de division, le nombre d'individus qui meurent pendant le temps t_1 est :

$$N t_1 = K\lambda t_1$$

d'où l'équation :

$$N t_1 + \left(\frac{1\,000}{y} \frac{\Delta y}{\Delta t} \right) t_1 = g(t),$$

ou :

$$K\lambda t_1 + \left(\frac{1\,000}{y} \frac{\Delta y}{\Delta t} \right) t_1 = g(t). \quad (2)$$

Pour calculer $K\lambda t_1$ on se place dans le cas où la courbe y a une tangente horizontale; alors :

$$\frac{\Delta y}{\Delta t} = 0;$$

on a :

$$K\lambda t_1 = g(t),$$

d'où :

$$K t_1 = \frac{g(t)}{\lambda}.$$

Cette constante étant déterminée on calculera t_1 par la formule (2). D'après les courbes (fig. 2 et 7) nous voyons que quand $\frac{\Delta y}{\Delta t} = 0$, c'est-à-dire lorsque la courbe y passe par son maximum, la valeur de $g(t)$ doit être voisine de 1,5 (1). Nous avons alors :

$$K\,0,04\,t_1 = 1,5,$$

(1) On pourrait également prendre la valeur de $g(t)$ correspondant non plus au maximum de la courbe, mais à son minimum; mais, vers cette époque, la courbe $g(t)$ a une pente très forte; de plus, la position du minimum est mal connue; dans ces conditions, une faible erreur sur t entraîne une différence considérable sur $g(t)$. On s'en tiendra donc ici au cas où la courbe y passe par son maximum.

d'où :

$$Kt_1 = \frac{1,5}{0,04} = 37;$$

mars-mai :

$$\lambda \text{ moyen} = 0,05; \quad K\lambda t_1 = 37,05 = 1,85;$$

$$t_1 = \frac{\frac{g(t) - K\lambda t_1}{1\,000 \frac{\Delta y}{y}}}{\frac{\Delta t}{\Delta t}} = \frac{7,15 - 1,85}{\frac{1\,000}{490} \frac{280}{60}} = 0,55 = 13 \text{ h. } \frac{1}{2}.$$

Un calcul analogue donne, pour les autres intervalles : mai-juin : 7 h. 1/2; juin-août : 4 h. 1/2; mai-août : 6 h. 3/4; août-octobre : 5 h. 1/4.

Construisons, comme précédemment, la variation de la durée de division en fonction de la température; nous obtenons la droite *b* (fig. 8).

Si les individus « moribonds », dont nous avons tenu compte dans les statistiques, constituent bien la seule cause notable de décroissance de population, la droite que nous venons de construire doit pouvoir être considérée comme une limite inférieure de la durée de division, en raison de l'erreur par défaut signalée sur *g(t)*.

En résumé, nous avons exposé une méthode générale de calcul de la durée de division basée sur l'observation d'une population à différentes époques de l'année; son application aux Urcéolaires de la Patelle nous a permis d'avoir des ordres de grandeur de la durée de division, et de prévoir que la variation de cette durée avec la température est sensiblement linéaire et rapide; elle est d'environ 1 h. 1/2 par degré centésimal.

V. — Relation entre la division et la marée.

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES

Lors de l'étude de la variation saisonnière de la division, nous ne faisons entrer dans les statistiques que les frottis dont les instants de fixation s'échelonnaient sur plusieurs heures à chaque époque, afin d'éliminer le plus possible l'erreur qui serait due au fait que la division se produirait de préférence à une heure plutôt qu'à une autre. Ici, au contraire, nous envisagerons des lots de frottis faits à une heure bien déterminée, et nous allons rechercher si les nombres qu'ils fournissent peuvent montrer une relation entre la division et certains phénomènes périodiques naturels. Nous avons notamment envisagé l'action possible de la marée.

Nos frottis furent faits dans les conditions déjà indiquées, avec une longueur constante de branchie de *Patella vulgata* sensiblement de même taille, récoltées au même endroit; leur observation montre toujours un grand nombre d'Urcéolaires, dont quelques-uns en division. Pour ces derniers, ont été comptés les nombres de stades A, B, C, rencontrés dans chaque lot de frottis. Ayant noté les heures de fixation, nous avons cherché à savoir si la division paraissait débiter de préférence à telle ou telle phase de la marée.

Dans le tableau VII, figurent : la date de fixation des différents lots de frottis, l'heure de la haute mer ayant immédiatement précédé la fixation et le nombre de stades A, B, C, observés sur chaque lot (1).

(1) Pour simplifier, A, B, C, désigneront, dans notre texte, les *nombres* d'individus observés respectivement aux stades A, B, C.

Nous nous proposons maintenant d'étudier la variation du nombre d'individus observés à chaque stade, rapporté à 100 divisions (ce rapport est en effet indépendant de la variation saisonnière), en fonction du décalage de l'heure de fixation par rapport

TABLEAU VII

Date de fixation	Marée haute	A	B	C
25- 3, 21 h.	17 h. 46	7	10	15
27- 3, 16 h. 30	7 h. 49	2	8	17
24- 5, 15 h.	5 h. 57	21	10	20
26- 5, 10 h.	7 h. 56	33	11	8
19- 6, 13 h. 30	2 h. 37	26	7	8
20- 6, 10 h.	3 h. 19	1	4	9
3- 8, 14 h.	3 h. 49	59	17	3
11-10, 17 h.	12 h. 10	3	9	9
12-10, 18 h.	12 h. 44	3	5	6
14-10, 18 h.	14 h. 02	6	3	6
19-10, 20 h. 30	19 h. 45	5	2	1
29-10, 11 h. 30	2 h. 09	4	1	3

à la haute mer qui l'a immédiatement précédée, celle-ci étant prise comme instant 0.

Dans le tableau VIII, figurent le décalage des heures de fixation et les nombres d'individus observés à chaque stade, rapportés à 100 divisions.

TABLEAU VIII

Décalage	Date de fixation	A. p. 100	B. p. 100	$\frac{C}{2}$ p. 100
0 h. 45	19-10	67	27	6
2 h. 04	26- 5	69	23	8
3 h. 14	25- 3	28	41	31
3 h. 58	14-10	50	25	25
4 h. 50	11-10	18	55	27
5 h. 16	12-10	27	46	27
6 h. 41	20- 6	11	42	47
8 h. 41	27- 3	11	43	46
9 h. 21	29-10	62	15	23
10 h. 11	3- 8	76	22	2
10 h. 53	19- 6	70	19	11

On remarquera que, dans ce tableau, nous avons fait intervenir non pas les nombres de stades C observés, mais seulement la moitié de ces nombres; ainsi que nous l'avons déjà dit, deux stades C observés ne correspondent, en effet, qu'à un stade A ou B, et proviennent d'une seule division. Ce sera toujours la moitié du nombre de stades C observés que nous ferons intervenir dans nos statistiques.

Construisons les courbes correspondant aux trois stades (fig. 9), en portant en abscisses les valeurs des décalages de l'heure de fixation par rapport à la haute mer, en ordonnées, les valeurs correspondant au nombre de stades rapportés à 100 divisions. Au-dessus de ces courbes, la marée moyenne débutant à l'instant 0 est schématisée.

La dispersion des points est assez grande, en raison notamment de la variation de durée de division en fonction de la température, variation dont nous ne tenons pas compte ici. Nous pouvons cependant, d'après l'allure des courbes, déduire les indica-

tions suivantes : la division débute lorsque la mer monte et, si nous remarquons que la brusque croissance de la courbe A % se situe vers 9 h. - 10 h., et que l'endroit où nous récoltions les Patelles est immergé environ 3 heures après la basse mer, il semble que l'instant où le maximum de division débute doit se situer lors de l'immersion des Patelles.

Il y a donc lieu de vérifier, par une méthode plus rigoureuse, l'hypothèse de la relation entre la division des Urcéolaires et la marée.

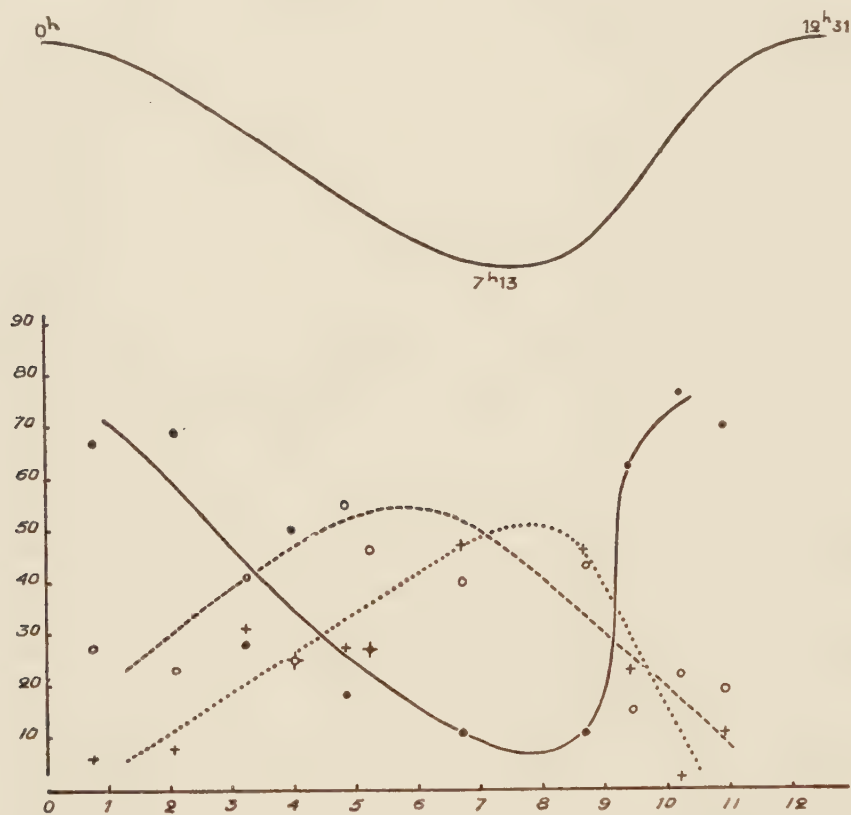


FIG. 9. — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions au cours de la marée.
Courbe supérieure = marée; courbes inférieures : — A %, ---- B %, $\frac{C}{2}$ %.

EXPÉRIENCE

Notre expérience de vérification, réalisée le 13 mai 1939, à Wimereux, consistait à faire des frottis d'Urcéolaires provenant de *Patella vulgata* de taille sensiblement égale, récoltées dans une zone de superficie aussi restreinte que possible. Il était nécessaire, pour cette étude, de faire les fixations très rapidement après la récolte, et cela aussi bien pendant la marée haute que pendant la marée basse. Pendant la basse mer, nous allions recueillir les Patelles à un endroit bien déterminé; cet endroit étant repéré par une bouée, nous pouvions, pendant la haute mer, aller en bateau relever, toujours au même endroit, des petits rochers à Patelles auxquels des cordages avaient été préalablement fixés. Etant donné la grande proximité du Laboratoire, et jouissant à cette époque

d'un temps relativement beau, il nous fut possible de réaliser ces opérations de récolte dans un temps assez court pour permettre l'exécution des frottis à des heures suffisamment rapprochées.

Les résultats de cette expérience furent les suivants : l'endroit où nous récoltions les Patelles était atteint par la mer, le matin à 5 h. 35, découvert à 9 h. 20; le soir, il était recouvert à 18 h. et découvert à 22 h.; les heures des deux marées basses consécutives étaient : 1 h. 46 et 14 h. 22; les heures de haute mer : 7 h. 7 et 19 h. 40. Pendant ces marées, il nous fut possible d'exécuter 11 séries de frottis (65 frottis au total) s'échelonnant de 5 h. 30 à 21 h. Le nombre d'Urcéolaires observés était de 55 500; le nombre de divisions, de 568.

Le tableau IX donne le résultat des observations pour chaque lot de frottis.

TABLEAU IX

Lot	Heure de fixation	Nombre d'individus	A	B	C
I	5 h. 30	5 000	16	6	14
II	7 h. 15	8 000	60	17	16
III	8 h. 50	5 060	45	15	10
IV	10 h. 20	8 350	46	35	15
V	11 h. 40	3 400	15	19	6
VI	13 h. 25	4 410	14	26	13
VII	14 h. 50	3 760	13	20	17
VIII	16 h. 20	5 500	13	8	38
IX	18 h. 10	3 200	23	10	24
X	19 h. 15	3 930	34	12	17
XI	21 h.	4 860	24	8	8

Par la même méthode que précédemment, le calcul des valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$ pour 100 divisions donne les nombres figurant au tableau X.

TABLEAU X

Lot	Heure de fixation	A. p. 100	B. p. 100	$\frac{C}{2}$ p. 100
I	5 h. 30	55	21	24
II	7 h. 15	71	20	9
III	8 h. 50	69	23	8
IV	10 h. 20	52	40	8
V	11 h. 40	41	51	8
VI	13 h. 25	30	56	14
VII	14 h. 50	31	48	21
VIII	16 h. 20	33	20	47
IX	18 h. 10	51	22	27
X	19 h. 15	62	22	16
XI	21 h.	67	22	11

Si l'on construit les courbes de variation des nombres A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions, en portant en ordonnées les valeurs des rapports que nous venons de calculer, et en abscisses les heures de fixation (fig. 10), on constate que la courbe A passe par un maximum au moment de la haute mer, décroît, passe par un minimum qui semble

rester constant pendant quelque temps, puis croît avec la nouvelle marée montante. Les courbes B et $\frac{C}{2}$ ont même allure et sont normalement décalées.

Ces courbes donnent la vérification de la relation entre la marée et la division que notre première étude laissait entrevoir.

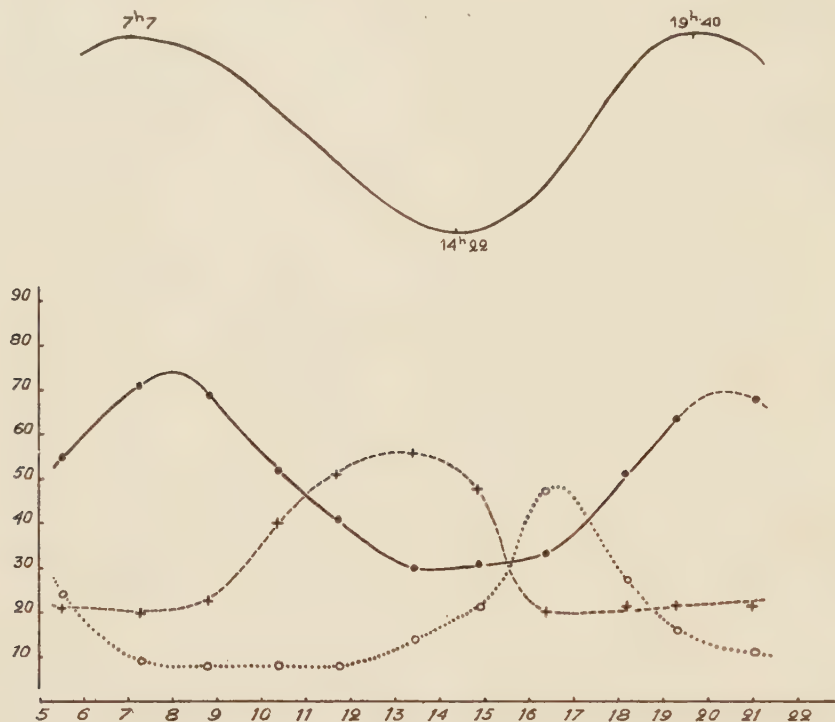


FIG. 10. — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions au cours de la marée.
Courbe supérieure = marée; courbes inférieures : — A %, ---- B %, $\frac{C}{2}$ %.

Le tableau XI donne les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées non plus au nombre de divisions, mais à 1 000 individus.

TABLEAU XI

Lot	Heure de fixation	A. p. 1 000	B. p. 1 000	$\frac{C}{2}$ p. 1 000
I	5 h. 30	3,2	1,2	1,4
II	7 h. 15	7,5	2,1	1
III	8 h. 50	8,9	2,9	1
IV	10 h. 20	5,5	4,2	0,9
V	11 h. 40	4,4	5,6	0,9
VI	13 h. 25	3,2	5,9	1,5
VII	14 h. 50	3,5	5,3	2,3
VIII	16 h. 20	2,4	1,5	3,5
IX	18 h. 10	7,2	3,1	3,8
X	19 h. 10	8,7	3,1	2,2
XI	21 h.	5	1,7	0,8

Les trois courbes (fig. 11) qui en résultent ont même allure que les précédentes; elles sont cependant un peu moins parfaites : nous avons, en particulier, une zone de légère indécision vers le minimum de la courbe A et une valeur aberrante de B (à 16 h. 20).

Ayant même allure que les précédentes, ces courbes montrent qu'il y a proportionnalité entre le nombre d'individus et le nombre de divisions; on peut donc admettre que d'un lot de Patelles à l'autre, et même si ces lots ne contiennent qu'un faible nombre de Patelles (5 ou 6 par exemple), ce qui est le cas ici, le nombre de divisions observées pour 1 000 Urceolaires, à un instant donné, peut être considéré comme constant, cela bien entendu pour des Patelles de même taille, provenant du même endroit.

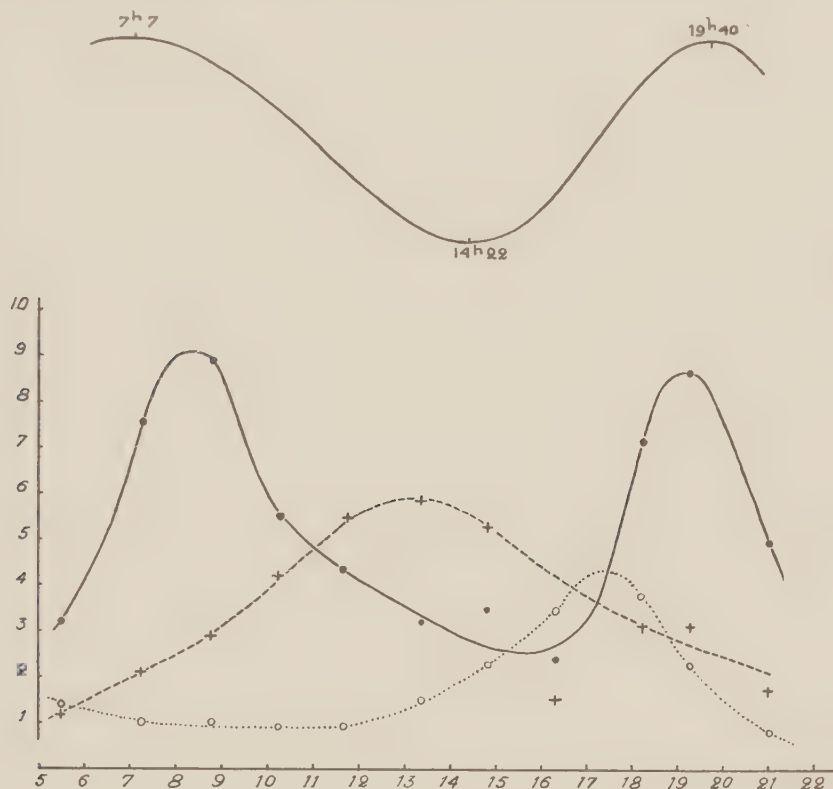


FIG. 11. — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus. Courbe supérieure = marée; courbes inférieures : — A ‰, ---- B ‰, $\frac{C}{2}$ ‰.

REMARQUE SUR LA DURÉE RELATIVE DES STADES

On a vu précédemment qu'en 1938, nous avons observé 177 stades A, 91 stades B et 110 stades C. Si on admet que la durée de chacun des stades est proportionnelle au nombre d'individus observés à ces stades, les durées relatives de celles-ci sont les suivantes :

$$\frac{177}{323} \# 0,55; \quad \frac{91}{323} \# 0,28; \quad \frac{55}{323} \# 0,17.$$

Dans l'expérience du 13 mai 1939, nous trouvons, ainsi que nous l'avons vu, 303 stades A, 176 stades B et 178 stades C, d'où les durées relatives.

$$\frac{303}{568} \# 0,53 ; \quad \frac{176}{568} \# 0,31 ; \quad \frac{89}{568} \# 0,16.$$

La coïncidence avec les nombres de 1938 est donc satisfaisante. Remarquons d'ailleurs qu'étant donné l'existence d'épidémies de divisions, nous ne pouvons plus admettre que la durée des différents stades soit proportionnelle au nombre d'individus observés à ces stades; cela ne resterait vrai, dans les conditions de notre expérience de mai 1939, que si nous ne faisons intervenir qu'une seule épidémie; or, on voit que nous faisons intervenir, dans nos sommes, les points de A de fortes ordonnées appartenant à deux marées hautes, alors que, pour B et $\frac{C}{2}$, interviennent seuls ceux appartenant à la première marée. Il nous apparaît donc comme très probable que la durée relative trouvée pour A doit être légèrement trop forte; pour B et C, au contraire, un peu trop faible.

Il ne peut s'agir là que de faibles différences, car l'erreur due au fait que nous faisons intervenir le début de la seconde épidémie est faible (les trois derniers lots intervenant seuls et n'affectant que peu les rapports).

Une méthode différente permet de trouver les durées relatives des trois stades.

Les courbes qui représentent les variations des nombres A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus, au cours de la marée, présentent chacune un maximum; les ordonnées de ces maxima sont proportionnelles aux durées relatives des stades A, B, C,

Considérons d'abord la courbe A. L'ordonnée, correspondant à un instant t quelconque, est proportionnelle au nombre total de divisions qui ont commencé entre les instants $t - T_A$ et t . Si, à l'instant θ , la courbe A présente un maximum, c'est qu'il y a eu, à un instant θ , entre $\theta - T_A$ et θ , une épidémie de divisions. Soit N le nombre de divisions qui débute par heure sur 1 000 individus. Ce nombre a , entre les instants θ et $\theta - T_A$, a une valeur moyenne N . L'ordonnée maximum de la courbe A est donc égale à N, T_A . Une ordonnée quelconque sur la courbe B, à l'instant t' représente les divisions qui ont commencé entre les instants $t' - (T_A + T_B)$ et $t' - T_A$. Soit θ' , l'instant où se produit le maximum de B. L'ordonnée de ce maximum représente les divisions qui ont commencé entre les instants $\theta' - (T_A + T_B)$ et $\theta' - T_A$; c'est au cours de cet intervalle égal à T_B que se situe l'instant où s'est produite l'épidémie de divisions. Il s'agit donc d'un intervalle qui s'étend autour du même instant θ que précédemment, et pour lequel nous pouvons, par conséquent, adopter en première approximation la même valeur moyenne N , pour le nombre de divisions qui débute par heure pour 1 000 individus. L'ordonnée maximum de B est donc égale à N, T_B . Le même raisonnement s'applique à la courbe $\frac{C}{2}$ et montre que l'ordonnée maximum de cette courbe est égale à N, T_C ; on voit ainsi que les ordonnées des maxima des courbes A, B, $\frac{C}{2}$, sont proportionnelles à T_A, T_B, T_C .

Si nous considérons les maxima des courbes A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus, nous constatons que leurs ordonnées respectives sont: 9, 6, 4. Ce qui donne, pour chacun des trois stades, les durées relatives:

$$\frac{9}{19} \# 0,47 ; \quad \frac{6}{19} \# 0,32 ; \quad \frac{4}{19} \# 0,21.$$

Ces nombres présentent une coïncidence très satisfaisante avec ceux déjà trouvés.

Remarquons, enfin, que nous pouvons encore obtenir les durées relatives des stades, en con-

sidérant non plus les courbes A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus, mais pour 100 divisions. Pour ces courbes, les maxima ont pour ordonnées 7,5, 5,5, 4,7, donnant, pour chacun des stades, les durées relatives :

$$\frac{7,5}{17,7} \# 0,42 ; \quad \frac{5,4}{17,7} \# 0,31 ; \quad \frac{4,7}{17,7} \# 0,27.$$

Les nombres que nous venons de trouver par des méthodes différentes présentent une coïncidence satisfaisante. On peut donc admettre que les durées relatives de chacun des trois stades de la division sont, en gros : 0,5, 0,3, 0,2, tout au moins lorsque la température est sensiblement constante pendant l'évolution de ceux-ci, ce qui fut le cas pendant la durée de notre expérience.

DURÉE DE LA DIVISION

Les courbes 10 et 11 permettent de calculer, dans les conditions de l'expérience, la durée de division de l'infusoire.

Adoptons, pour le calcul, les valeurs moyennes des durées relatives des stades A, B, C. Ces valeurs sont respectivement : 0,47, 0,31, 0,21.

Nous pouvons écrire, si T est la durée de division et T_A , T_B , T_C , les durées relatives de chacun des stades A, B, C :

$$(1) \quad \begin{aligned} T_A &= 0,47 T ; \\ T_B &= 0,31 T ; \\ T_C &= 0,21 T ; \end{aligned}$$

Or, les abscisses des maxima des courbes permettent de calculer T; en effet :

Le maximum de la courbe A se situe à environ $\frac{1}{2} T_A$	du début des divisions.
» » B » » $T_A + \frac{1}{2} T_B$	» »
» » $\frac{C}{2}$ » » $T_A + T_B + \frac{1}{2} T_C$	» »

Faisons le calcul pour la première série de courbes.

Nous voyons que le maximum se situe: pour la courbe A, à 8 h.; pour la courbe B, à 13 h., et pour la courbe $\frac{C}{2}$, à 16 h. 30.

Les différences des abscisses des maxima sont :

$$\begin{aligned} (T_A + \frac{1}{2} T_B) - \frac{1}{2} T_A &= \frac{1}{2} T_A + \frac{1}{2} T_B = 5 \text{ h.}; \\ (T_A + T_B + \frac{1}{2} T_C) - (T_A + \frac{1}{2} T_B) &= \frac{1}{2} T_B + \frac{1}{2} T_C = 3 \text{ h. 30.} \end{aligned}$$

Nous avons d'autre part, d'après la relation (1) :

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} T_A + \frac{1}{2} T_B &= 0,29 T ; \\ \frac{1}{2} T_B + \frac{1}{2} T_C &= 0,26 T, \end{aligned}$$

d'où, dans le premier cas :

$$T = \frac{5 \text{ h.}}{0,39} \# 12 \text{ h. } 3/4 ;$$

dans le deuxième cas :

$$T = \frac{3 \text{ h. } 30}{0,26} \# 13 \text{ h. } 1/2.$$

Faisons maintenant le calcul pour la seconde série de courbes.

Pour celles-ci, les abscisses des maxima se situent aux environs de 8 h. 15 pour la courbe A; 13 h. 30 pour la courbe B; 17 h. 15 pour la courbe $\frac{C}{2}$. Ce qui donne, en appliquant la méthode précédente :

dans le premier cas :

$$T = \frac{5 \text{ h. } 15}{0,39} \# 13 \text{ h. } 1/2;$$

dans le second cas :

$$T = \frac{3 \text{ h. } 45}{0,26} \# 14 \text{ h. } 1/2.$$

La coïncidence de ces résultats est satisfaisante. Nous admettrons donc que, dans les conditions de l'expérience, à une température voisine de 11°, la durée de division de l'*Urceolaria patellæ* est d'environ 13 h. 1/2.

Un calcul d'erreur montre que la précision de cette durée est de l'ordre de 1 h., en affectant, en particulier, la position des maxima des courbes d'une erreur possible de l'ordre de 1/4 d'heure.

VARIATION, AU COURS DE LA MARÉE, DU NOMBRE D'INDIVIDUS QUI ENTRENT EN DIVISION

Les nombres d'Urcéolaires observés aux trois stades de division rapportés à 1 000 individus (voir tableau XI) vont nous permettre d'étudier la variation, au cours des différentes phases de la marée, du nombre de divisions qui débutent par heure et pour 1 000 individus.

Soit $n(t)$, le nombre de divisions qui commencent au temps t pour 1 000 individus. Il est possible de trouver les valeurs de $n(t)$ aux différentes heures et de construire la courbe $n(t)$.

Pour cette étude, nous prendrons les valeurs arrondies 0,5, 0,3, 0,2 comme valeurs des durées relatives des stades A, B, C.

Soit $A(\theta)$, le nombre de divisions pour 1 000 individus, observé au stade A, à l'instant θ ; $A(\theta)$ est le nombre total des individus qui ont commencé leur division entre les instants $\theta - T_A$ et θ . Cet intervalle de temps est égal à T_A . Adoptons, pour valeur moyenne de n , au cours de cet intervalle de temps, la valeur $n(\theta - \frac{1}{2} T_A)$, valeur de n au milieu de cet intervalle.

Nous avons :

$$A(\theta) = T_A \cdot n(\theta - \frac{1}{2} T_A) = 0,5 T_A n(\theta - 0,25 T_A),$$

d'où :

$$n(\theta - 0,25 T_A) = \frac{1}{T_A} \frac{A(\theta)}{0,5}.$$

Soit $B(\theta)$, le nombre de divisions pour 1 000 individus, observées au stade B, à l'instant θ ; $B(\theta)$ est le nombre total d'individus qui ont commencé leur division entre les instants $\theta - (T_A + T_B)$ (pour ceux qui sont à la fin du stade B), et $\theta - T_A$ (pour ceux qui sont au commencement du stade B). Cet intervalle de temps est égal à T_B . Adoptons, pour valeur moyenne de n , au cours de cet intervalle de temps, la valeur :

$$n[\theta - (T_A + \frac{1}{2} T_B)],$$

valeur de n au milieu de cet intervalle. Nous avons :

$$B(\theta) = T_B \cdot n [\theta - (T_A + \frac{1}{2} T_B)] = 0,3 T \cdot n (\theta - 0,65 T),$$

d'où :

$$n (\theta - 0,65 T) = \frac{1}{T} \frac{B(\theta)}{0,3},$$

soit $\frac{1}{2} C(\theta)$, la moitié du nombre d'individus observés au stade C pour 1 000 individus, à l'instant θ ;

$\frac{1}{2} C(\theta)$ est le nombre total des individus qui ont commencé leur division entre les instants $\theta - (T_A + T_B + T_C)$ (pour ceux qui sont à la fin du stade C), et $\theta - (T_A + T_B)$ pour ceux qui sont au début du stade C. Cet intervalle de temps est égal à T_C .

Adoptons, pour valeur moyenne de n au cours de cet intervalle de temps, la valeur :

$$n [\theta - (T_A + T_B + \frac{1}{2} T_C)].$$

valeur de n au milieu de cet intervalle; nous avons:

$$\frac{1}{2} C(\theta) = T_C \cdot n [\theta - (T_A + T_B + \frac{1}{2} T_C)] = 0,2 T \cdot n (\theta - 0,9 T),$$

d'où :

$$n (\theta - 0,9 T) = \frac{1}{T} \frac{\frac{1}{2} C(\theta)}{0,2},$$

D'après les nombres A , B , $\frac{1}{2} C$, observés à un instant θ , on peut ainsi calculer les valeurs de n aux trois instants: $\theta - 0,25 T$, $\theta - 0,65 T$, $\theta - 0,9 T$, antérieurs à θ .

En prenant $T = 13$ h. $1/2$, nous obtenons le tableau XII des valeurs de n aux différentes heures.

TABLEAU XII

θ	$\theta - 0,25$	n	$\theta - 0,65 T$	n	$\theta - 0,9 T$	n
5 h. 30	2 h. 5	0,47	— 3 h. 15	0,29	—	—
7 h. 15	3 h. 50	1,11	— 1 h. 30	0,52	—	—
8 h. 50	5 h. 25	1,32	0 h. 5	0,72	— 3 h. 20	0,37
10 h. 20	6 h. 55	0,81	1 h. 35	1,04	— 1 h. 50	0,33
11 h. 40	8 h. 15	0,65	2 h. 55	1,38	— 0 h. 30	0,33
13 h. 25	10 h.	0,47	4 h. 40	1,45	1 h. 15	0,55
14 h. 50	11 h. 25	0,52	6 h. 5	1,31	2 h. 40	0,85
16 h. 20	12 h. 55	0,35	7 h. 35	0,37	4 h. 10	1,3
18 h. 10	14 h. 45	1,06	9 h. 25	0,76	6 h.	1,4
19 h. 15	15 h. 50	1,29	10 h. 30	0,76	7 h. 5	0,81
21 h.	17 h. 35	0,74	12 h. 15	0,42	8 h. 50	0,3

Ce tableau permet de construire la courbe figure 12, en portant en abscisses les temps, en ordonnées les valeurs de n . Au-dessus de cette courbe, figure le schéma de la marée correspondante et, sur celui-ci, l'heure de l'immersion (5 h. 35) et celle de l'émersion (9 h. 20) des Patelles.

Les conclusions que nous pouvons tirer de cette courbe sont les suivantes :

Il y a, à chaque instant, des divisions qui débutent.

Le nombre de divisions qui débutent, minimum lors de la marée basse, commence à croître avec la marée montante, devient maximum au moment de l'immersion, puis décroît et semble, au moment de l'émersion, proche de son minimum.

L'ordonnée du maximum est de l'ordre de 1.5 division par heure pour 1 000 individus. Celle du minimum, 0,4.

La dispersion des points est due au fait que nous faisons une légère erreur sur les durées et que des lots d'Urcéolaires provenant de Patelles différentes ne sont pas rigoureusement comparables.

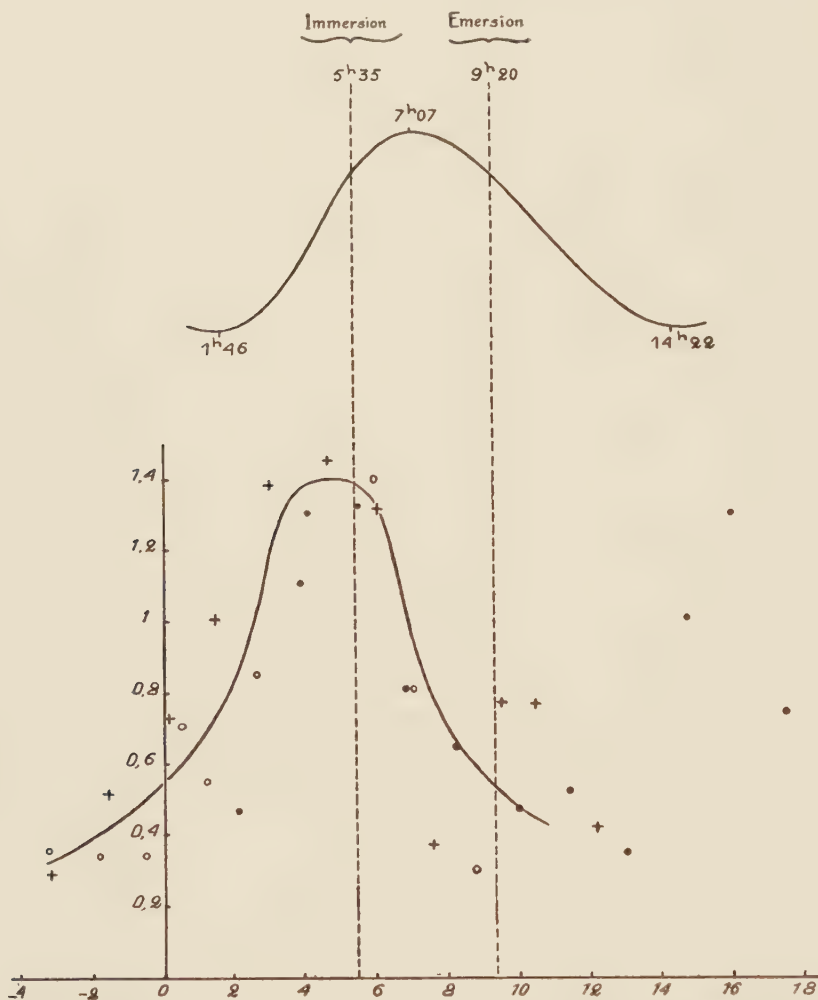


FIG. 12. — Variation, au cours de la marée, du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus (courbe supérieure = marée).

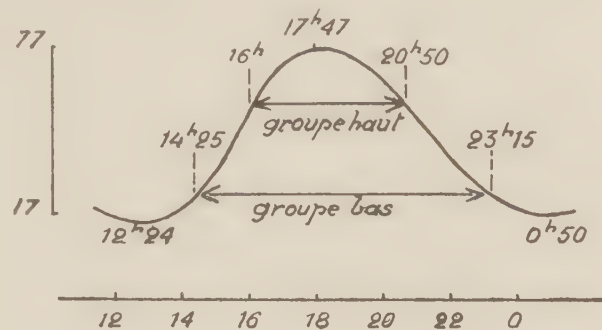
VI. — Influence de la durée d'émersion sur les épidémies de division.

Nous avons mis précédemment en évidence une relation entre la division de l'*Urceolaria patellæ* et la marée, cela chez un groupe de Patelles situé à mi-hauteur de la zone intercotidale. Nous allons rechercher maintenant s'il en est de même chez les Urcéolaires des Patelles situées à des hauteurs différentes de la zone intercotidale, et voir s'il existe une différence de comportement entre ceux-ci.

Cette expérience fut faite à Wimereux, le 26 mai 1939; elle consistait à rechercher, par les méthodes exposées précédemment, le comportement au cours de la même marée,

d'Urcéolaires provenant de deux groupes de *Patella vulgata* normalement situés : l'un, en haut de la zone intercotidale; l'autre, en bas. La durée d'immersion, le jour de l'expérience, du groupe de Patelles situé en haut de la zone intercotidale, était de 4 h. 50, de 8 h. 50 pour celui situé le plus bas. Les heures d'immersion et d'émersion de ces deux groupes figurent sur le schéma (fig. 13) de la marée.

FIG. 13.
Schéma de la marée
subie par les Patelles
des deux groupes.



GROUPE SITUÉ EN HAUT DE LA ZONE INTERCOTIDALE

Nous avons observé sur ce groupe, qui comportait 10 lots de 4 à 7 Patelles chacun, 10 920 Urcéolaires répartis sur 60 frottis (représentant donc en moyenne 182 individus par frottis); 229 de ces Urcéolaires présentaient un stade de division. Leur répartition est indiquée au tableau XIII.

TABLEAU XIII

Heure de fixation	Nombre d'individus observés	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
10 h. 30	1 230	2	2	5
12 h. 35	1 850	2	2	4
14 h. 35	440	3	1	2
16 h. 20	1 140	25	1	6
17 h. 20	940	25	0	3
18 h. 50	900	23	3	5
20 h.	1 940	32	6	3
22 h.	1 770	17	18	11
23 h. 20	270	3	3	7
0 h. 30	440	4	4	7

Employons la méthode d'étude vue précédemment en calculant, pour chacune des heures de fixation, les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées : d'une part à 100 divisions, d'autre part à 1 000 individus. Ces valeurs figurent au tableau XIV.

Construisons les courbes (fig. 14) en portant : en abscisses les heures de fixations, en ordonnées les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions (fig. 14, a) et pour 1 000 individus (fig. 14, b).

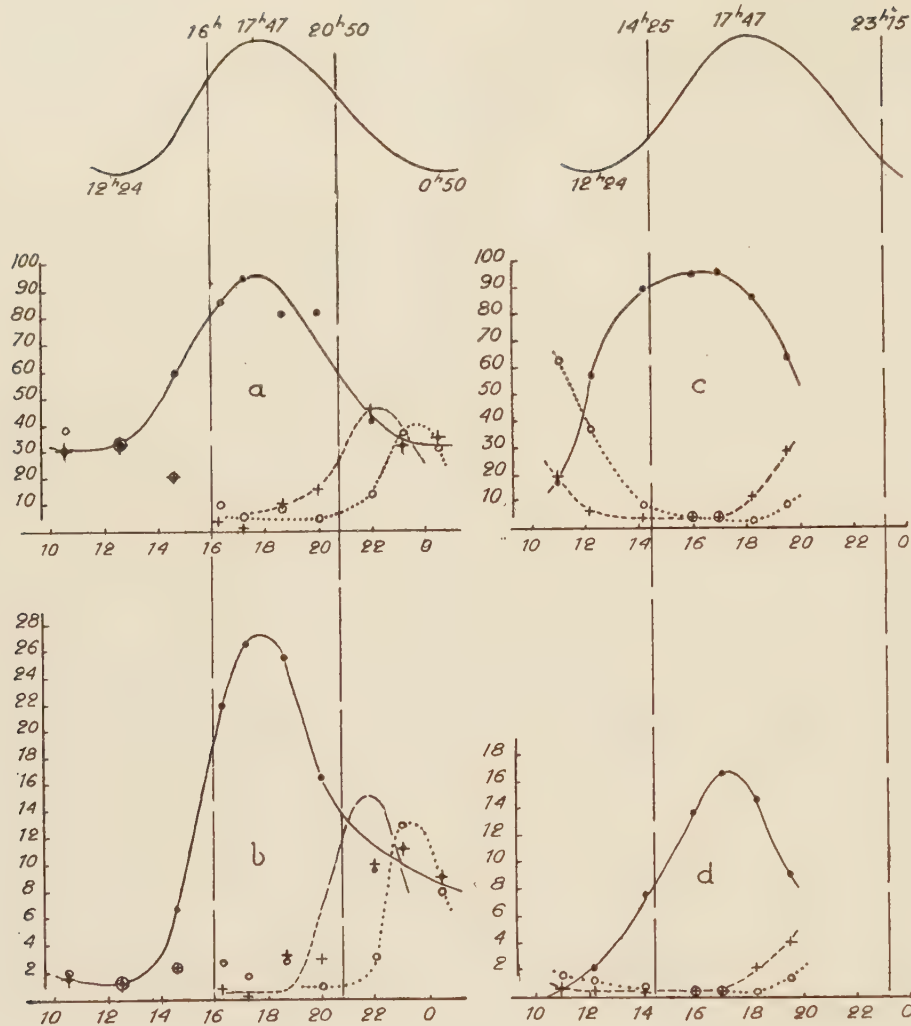


TABLEAU XIV

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
10 h. 30	31	31	38	1,6	1,6	2
12 h. 35	33	33	33	1,1	1,1	1,1
14 h. 35	60	20	20	6,8	2,3	2,3
16 h. 20	86	4	10	22	0,9	2,6
17 h. 20	95	0	5	26,6	0	1,6
18 h. 50	81	10	9	25,6	3,3	2,8
20 h.	81	15	4	16,5	3,1	0,8
22 h.	42	45	13	9,6	10	3,1
23 h. 20	31	31	37	11,1	11,1	13
0 h. 30	35	35	30	9,1	9,1	8

Malgré la faiblesse des nombres qui interviennent ici, les courbes sont suffisamment bien déterminées pour que l'on puisse calculer l'ordre de grandeur de la durée de divi-

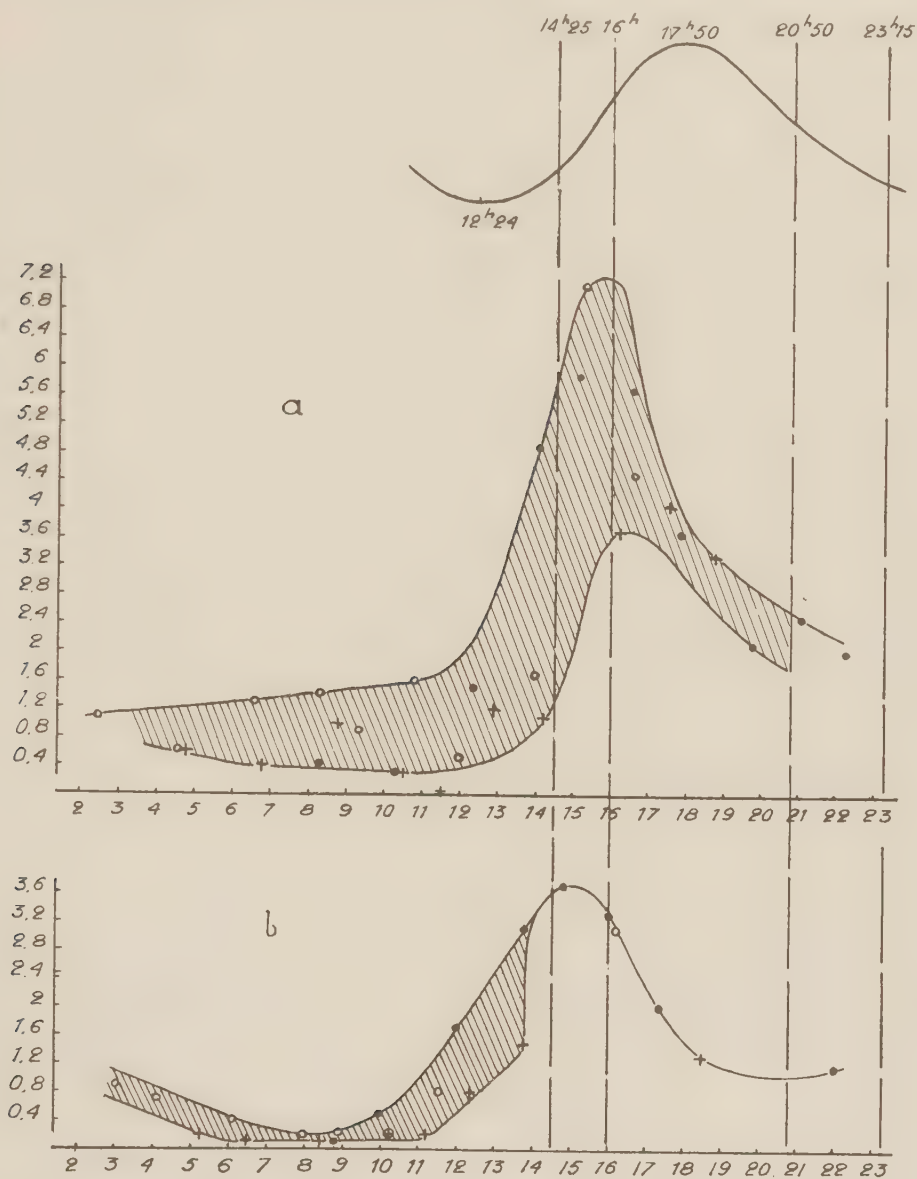


FIG. 15. — Variation, au cours de la marée, du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus : *a* : chez le groupe situé en haut de la zone intercotidale; *b* : chez le groupe situé en bas. Les heures d'immersion et d'émersion sont indiquées par les axes — — —.

sion et avoir l'allure de l'épidémie. Les maxima de chacune des courbes se situant en effet aux environs de 18 h., 22 h., 24 h., on a :

$$\frac{1}{2} T_A + \frac{1}{2} T_B = 4 \text{ h.}, \quad \text{et} \quad \frac{1}{2} T_B + \frac{1}{2} T_C = 2 \text{ h.}$$

En prenant encore 0,5, 0,3, 0,2, comme durées relatives des stades, on obtient, dans le premier intervalle :

$$T = \frac{4}{0,4} \# 10 \text{ h.},$$

et dans le second :

$$T = \frac{2}{0,25} \# 8 \text{ h.}$$

La durée de division est donc de l'ordre de 9 h. dans les conditions de l'expérience. La température moyenne subie par les Patelles, pendant ce temps, était de 13° - 13° 1/2.

Les valeurs de n (nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus), calculées en prenant, ici, 9 h. comme durée de la division, et toujours 0,5, 0,3, 0,2, comme durées relatives, figurent au tableau XV.

TABLEAU XV

θ	$\theta - 0,25 T$	n	$\theta - 0,65 T$	n	$\theta - 0,9 T$	n
10 h. 30	8 h. 15	0,4	4 h. 40	0,6	2 h. 25	1 1
12 h. 35	10 h. 20	0,3	6 h. 45	0,4	4 h. 30	0,6
14 h. 35	12 h. 20	1,5	8 h. 45	0,9	6 h. 30	1,3
16 h. 20	14 h. 5	4,9	10 h. 30	0,3	8 h. 15	1,4
17 h. 20	15 h. 5	5,9	11 h. 30	0	9 h. 15	0,9
18 h. 50	16 h. 35	5,7	13 h.	1,2	10 h. 45	1,6
20 h.	17 h. 45	3,7	14 h. 10	1,1	11 h. 55	0,5
22 h.	19 h. 45	2,1	16 h. 10	3,7	13 h. 55	1,7
23 h. 20	21 h. 5	2,5	17 h. 30	4,1	15 h. 15	7,2
0 h. 30	22 h. 15	2	18 h. 40	3,4	16 h. 25	4,5

Ces nombres permettent de construire l'aire de dispersion (fig. 15 a).

GRUPE SITUÉ EN BAS DE LA ZONE INTERCOTIDALE

Sur ce groupe, composé de 8 lots de 5 à 8 Patelles chacun, nous avons observé 127 060 Urcéolaires répartis sur 54 frottis (soit 2 350 par frottis), 1 502 présentaient un stade de division. Le tableau XVI résume nos observations aux différentes heures :

TABLEAU XVI

Heure de fixation	Nombre d'individus observés	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
11 h.	28 600	14	15	95
12 h. 10	19 100	40	4	51
14 h. 10	12 130	93	3	17
16 h.	14 120	194	7	12
17 h.	21 210	357	11	15
18 h. 15	14 500	213	30	8
19 h. 35	4 700	43	19	13
0 h. 15	12 700	63	44	141

D'où l'on déduit les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées : d'une part à 100 divisions, d'autre part à 1 000 individus (tableau XVII), qui permettent de construire les courbes (fig. 14, c et d).

TABLEAU XVII

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
11 h.	18	20	62	0,5	0,5	1,7
12 h. 10	57	6	37	2,1	0,2	1,3
14 h. 10	89	3	8	7,6	0,2	0,7
16 h.	94	3	3	13,8	0,5	0,4
17 h.	95	3	2	16,8	0,5	0,4
18 h. 15	86	12	2	14,7	2,1	0,3
19 h. 35	63	28	9	9,2	4,1	1,4
0 h. 15	35	25	40	4,9	3,5	5,5

N'ayant pas ici la position des maxima des courbes B et $\frac{C}{2}$, nous ne pouvons calculer la durée de division, mais cette durée est certainement très peu différente de celle trouvée précédemment, car les deux expériences se sont déroulées simultanément et très sensiblement dans les mêmes conditions de température. Nous calculerons donc les valeurs du nombre n de divisions qui débutent par heure, en utilisant la durée de 9 h. précédemment trouvée. Les valeurs obtenues figurent au tableau XVIII, elles permettent de construire la courbe (fig. 15, b).

TABLEAU XVIII

θ	$\theta - 0,25 T$	n	$\theta - 0,65 T$	n	$\theta - 0,9 T$	n
11 h.	8 h. 45	0,1	5 h. 10	0,2	2 h. 55	0,9
12 h. 10	9 h. 55	0,5	6 h. 20	0,1	4 h. 5	0,7
14 h. 10	11 h. 55	1,7	8 h. 20	0,1	6 h. 5	0,4
16 h.	13 h. 45	3,1	10 h. 10	0,2	7 h. 55	0,2
17 h.	14 h. 45	3,7	11 h. 10	0,2	8 h. 55	0,2
18 h. 15	16 h.	3,3	12 h. 25	0,8	10 h. 10	0,2
19 h. 35	17 h. 20	2	13 h. 45	1,5	11 h. 30	0,8
0 h. 15	22 h.	1,1	18 h. 25	1,3	16 h. 10	3,1

COMPARAISON DES DEUX EXPÉRIENCES

1° Le premier fait à remarquer est, ainsi que nous l'avons déjà vu lors de l'étude de la variation de la densité de population suivant le lieu de récolte, la grande différence qui existe, à cette époque, entre les nombres d'Urcéolaires observés chez les Patelles des deux niveaux considérés. Les Patelles provenant du niveau le plus élevé présentent des quantités beaucoup moindres d'Urcéolaires. Comme nous l'avons vu, nous attribuons cette différence à la forte mortalité des Urcéolaires en hiver, se produisant au moment des gelées, et d'autant plus élevée que leurs hôtes restent plus longtemps émergés.

2° Si l'on observe une plus grande densité de population chez les Urcéolaires du groupe situé le plus bas, par contre la proportion des divisions chez ceux-ci est moindre; ce second phénomène apparaît sur les courbes de A , B , $\frac{C}{2}$, pour 1 000 (fig. 14, b et d), et sur celles du nombre de divisions qui débutent par heure (fig. 15, a et b). On voit, sur ces dernières, que le maximum relatif à l'épidémie de division, qui se produit chez les Urcéolaires des Patelles situées en bas de la zone intercotidale, est à peu près moitié de celui de la zone élevée. Cette différence de la proportion des divisions va tendre à rétablir l'égalité de densité de population (résultat qui sera obtenu vers le mois de juillet), car, par ailleurs, les causes de décroissance de population sont à cette époque plus actives chez les Urcéolaires des niveaux les plus bas, et que, chez ceux-ci, la mortalité et la migration annulent sensiblement les résultats de la division.

3° La différence d'intensité des épidémies de division qui se produisent chez les Urcéolaires des deux niveaux considérés de la zone intercotidale s'explique par la différence de la durée d'émersion de ces deux niveaux. En effet, sur les courbes 15, a et b , relatives aux épidémies des deux populations, on voit d'abord, dans les deux cas, pendant l'émersion, un début progressif de l'épidémie et le nombre des divisions qui débutent s'élever simultanément jusqu'à l'instant (14 h. 25) où la marée montante atteint le groupe de Patelles situé le plus bas; chez celles-ci, l'épidémie est alors inhibée et le nombre de divisions qui débutent à chaque instant décroît progressivement; chez le groupe de Patelles situé en haut de la zone intercotidale, l'épidémie continue à croître en intensité jusqu'au moment (16 h.) où, elle aussi, sera inhibée par la marée atteignant les Patelles de ce groupe.

Le nombre des rares divisions qui se produisent en dehors des épidémies semble, en outre, être un peu plus grand chez les Patelles du niveau élevé.

Cette expérience précise donc la précédente, montre l'étroite relation existant entre la marée et la division, et précise le rôle de la durée d'émersion.

VII. — Étude expérimentale de l'influence de la marée sur la division.

Après avoir mis en évidence, dans une première série d'observations, une relation entre la division de l'*Urceolaria patellæ* et la marée, nous avons cherché quel rôle jouait la durée d'émersion. Toutes ces observations ont été faites sur des Urcéolaires de Patelles vivant dans des conditions normales. Il est maintenant intéressant de voir si les épidémies de division se produisent également en aquarium chez les Urcéolaires de Patelles soumises à des marées artificielles, et quel serait le comportement de ceux provenant de Patelles maintenues expérimentalement : les unes à sec, les autres immergées.

Nous avons récolté à Wimereux, le 29 mai 1939, à l'aube, dans les conditions habituelles, un grand nombre de *Patella vulgata*, à mi-hauteur de la zone intercotidale, aux environs de l'endroit d'où provenaient les Patelles sur lesquelles furent faites les observations du 13 mai. Nous avons fait trois groupes de celles-ci et, à partir de 6 h. 40, l'un était soumis, en aquarium, à des marées artificielles dont les heures coïncidaient avec celles des marées réelles, un autre maintenu constamment émergé, enfin un troisième constamment immergé. En outre, nous avons laissé un nombre suffisant de

Patelles dans les rochers, en cet endroit, afin de pouvoir nous servir de celles-ci comme témoin.

Nous allons exposer trois séries d'expériences ; chacune de celles-ci aura trait à l'observation simultanée des quatre groupes que nous venons de faire, à des instants de plus en plus éloignés du moment à partir duquel nous leur avons fait subir un traitement différent.

PREMIÈRE SÉRIE D'OBSERVATIONS

Le 29 mai, nous avons fait des frottis : d'une part, des branchies des Patelles témoins, restées sur les rochers (il s'agissait là d'une expérience identique à celles faites précédemment) ; d'autre part, des trois groupes de Patelles mises en aquarium depuis le matin. De leur observation, il résulte que, pendant les premières heures de l'expérience, le comportement des Urcéolaires est sensiblement le même dans les divers groupes.

1° GROUPE TÉMOIN. — Nous avons observé 58 frottis provenant des branchies de 58 Patelles de ce groupe ; ils présentaient 67 400 Urcéolaires, dont 680 à un stade de division. Le tableau XIX donne le résultat des observations pour chaque lot de frottis (1).

Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées : d'une part à 100 divisions, d'autre part à 1 000 individus, figurent au tableau X.

Au-dessus des courbes (fig. 16, *a* et *b*), construites en portant en ordonnées les valeurs trouvées en abscisses les heures de fixation, figure, comme de coutume, la courbe schématisant la marée pendant laquelle le phénomène s'est déroulé et, sur elle, l'heure de l'immersion (6 h. 30) et celle de l'émersion (11 h. 45).

Ce premier ensemble de courbes permet de voir que le phénomène des épidémies de division se déroule bien dans les conditions naturelles, comme nous l'avons décrit précédemment. Il montre, de plus, que toutes les épidémies ne doivent pas être d'égale importance ; on se trouve ici en présence d'une épidémie relativement faible précédant une épidémie beaucoup plus forte, cette dernière débute, en outre, plus tôt par rapport à la haute mer.

Durée de la division. — La méthode de calcul de la durée de division que nous avons précédemment indiquée, appliquée ici aux courbes pour 100 divisions, donne, dans l'intervalle : max. de A, max. de B, une durée de 7 h., et dans l'intervalle : max. de $\frac{C}{2}$, 8 h. Le maximum de B coïncidant ici sensiblement avec l'instant de l'émersion, le premier intervalle se situe pendant l'immersion, le deuxième pendant l'émersion. Les ordonnées des maxima fournissent, d'autre part, les durées relatives : 0,37-0,33-0,30, pour les trois stades.

La durée de division, calculée d'après les courbes pour 1 000 individus, présente ici moins d'intérêt, le maximum de la courbe B pour 1 000 étant mal déterminé.

On peut donc admettre que, dans les conditions de l'expérience, la durée de division est voisine de 7 h. 1/2. La température moyenne à laquelle les Patelles ont été soumises pendant ce temps a été d'environ 14°5.

Variation du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus. — Les valeurs de *n*, calculées en prenant ici *T* = 7 h. et 0,37-0,33-0,3, comme durées relatives des trois stades, sont inscrites au tableau XXI.

Portons en abscisses les temps, en ordonnées les valeurs de *n*, la figure 17, malgré la dispersion des points, montre encore l'existence d'une faible épidémie précédant une épidémie plus importante. Le nombre des divisions qui débutent, minimum pendant la basse mer, croît avec la marée montante, passe par un maximum aux environs de l'immersion et semble, au moment de l'émersion, proche de son minimum.

(1) Les tableaux relatifs à cette étude figurent en fin de chapitre (pp. 182 à 191).

Ces premiers résultats sont parfaitement en accord avec les observations précédentes et confirment la relation existant entre la marée et la division, mais ils font de plus apparaître

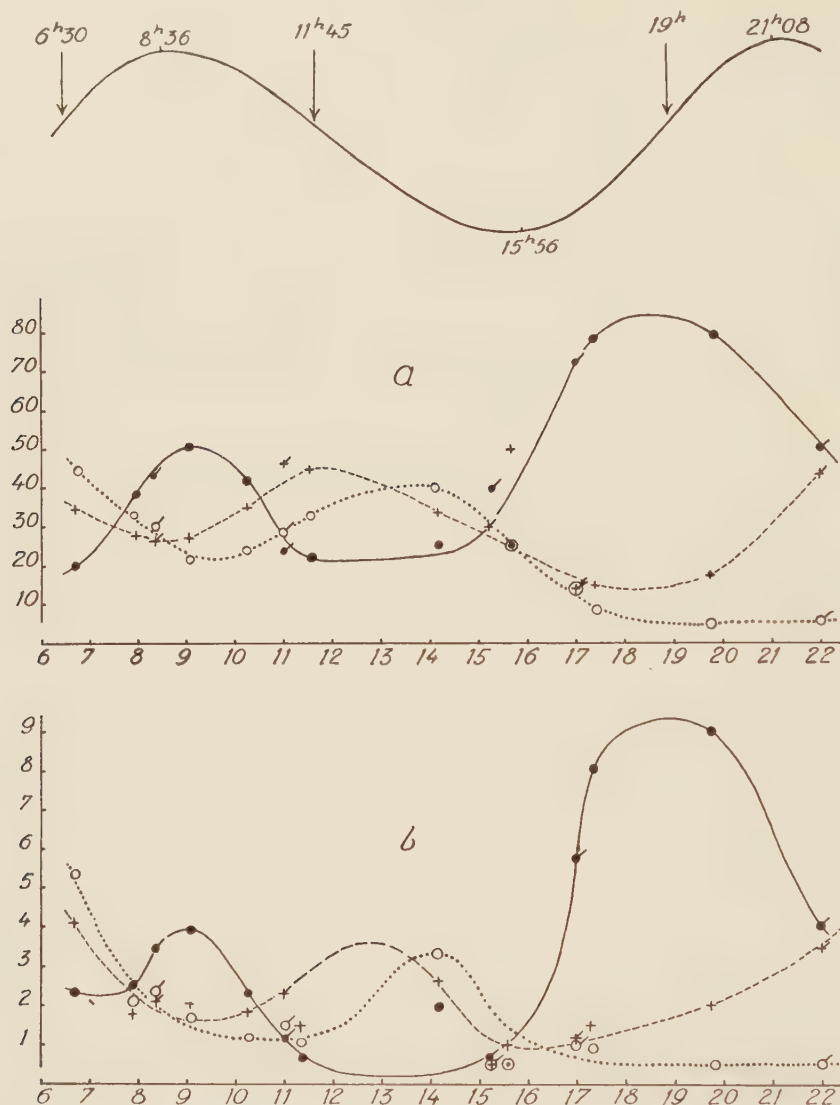


FIG. 16. — Groupe témoin. — *a* : variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions, au cours de la marée. Courbe supérieure = marée; courbes inférieures : — A %, ---- B %, $\frac{C}{2}$ %. — *b* : variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus : — A %, ---- B %, $\frac{C}{2}$ %.

Groupe soumis à des marées expérimentales. — Tous les points affectés du signe / appartiennent à ce groupe.

que toutes les épidémies, à une même époque, ne sont pas d'égale importance; en particulier, ici, l'épidémie qui a débuté pendant la marée montante du matin est beaucoup plus faible que celle qui débute l'après-midi et se déroule pendant la marée haute de la nuit.

2° GROUPE SOUMIS A UNE MARÉE EXPÉRIMENTALE. — Nous avons eu soin de faire en sorte que les conditions de température soient sensiblement les mêmes que pour le groupe témoin.

Sur 23 frottis provenant de 23 Patelles, nous avons observé 23 200 Urcéolaires, dont 240 à un stade de division. Le tableau XXII résume nos observations aux différentes heures. Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus, figurent au tableau XXIII.

La représentation graphique montre que ces points se situent sur les courbes précédentes (nous les avons reportés sur la figure 16 et affectés du signe /). Par conséquent, le comportement des Urcéolaires des Patelles soumises à une marée expérimentale dont les heures coïncident avec celles de la marée normale, est ici, dans les mêmes conditions de température, le même que celui des Urcéolaires des Patelles témoins. De même, le calcul du nombre n d'individus qui entrent en division (tableau XXIV) donne des points appartenant à la courbe correspondante du groupe témoin (ces points ont été reportés sur la figure 17).

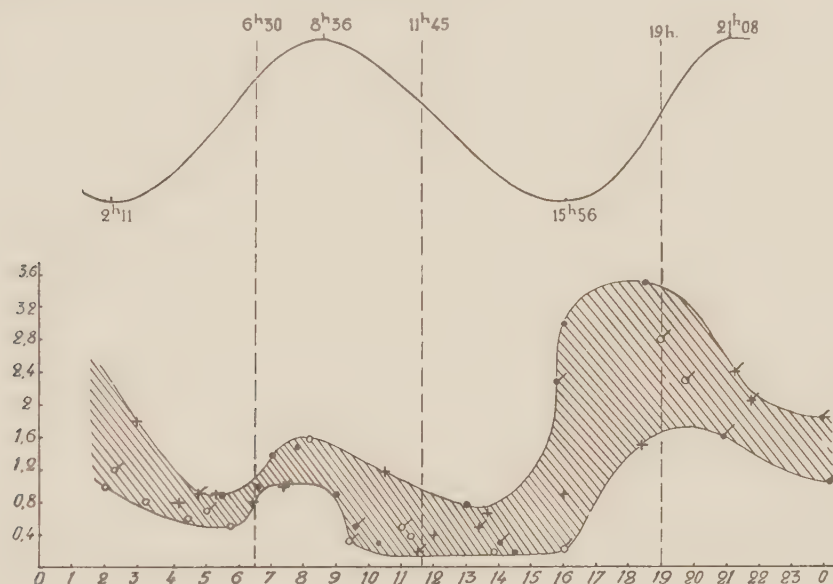


FIG. 17. — Groupe témoin. — Variation au cours de la marée du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus.

Groupe soumis à des marées expérimentales. — Tous les points affectés du signe / appartiennent à ce groupe.

3° GROUPE MAINTENU ÉMERGÉ. — Sur 50 frottis provenant de branchies de 50 Patelles, nous avons observé 56 000 Urcéolaires, dont 492 présentaient un stade de division. Le tableau XXV résume nos observations aux différentes heures. Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus figurent dans le tableau XXVI.

Les courbes correspondantes (fig. 18, a et b) montrent que, malgré l'absence de marée, le phénomène des épidémies se produit encore.

Durée de la division. — Le calcul effectué à partir des courbes pour 100 divisions, dans le premier intervalle (max. de A, max. de B), donne une durée de 11 h.; dans le deuxième intervalle (max. de B, max. de $\frac{C}{2}$), 7 h. 1/2. Des durées voisines sont obtenues à partir des courbes pour 1 000 individus.

Le schéma (fig. 19), représentant la variation de température au cours des épidémies, dans ce groupe et dans le groupe témoin, montre que, dans le premier intervalle, les Urcéolaires du

groupe témoin ont subi la température constante de la mer : $14^{\circ}75$, à laquelle correspondait une durée de division de 7 h., pendant que ceux du groupe à sec subissaient la température variable, constamment plus basse, de l'atmosphère ($12^{\circ}50$ - $13^{\circ}75$), pour laquelle nous trouvons une durée de division de 11 h. Dans le second intervalle, au contraire, les Urcéolaires des deux groupes ont été soumis à chaque instant à la même température ($13^{\circ}75$ - $14^{\circ}5$); on trouve alors, dans les deux cas, à $1/2$ heure près, la même durée (8 h. dans le groupe témoin, 7 h. $1/2$ dans le groupe émergé).

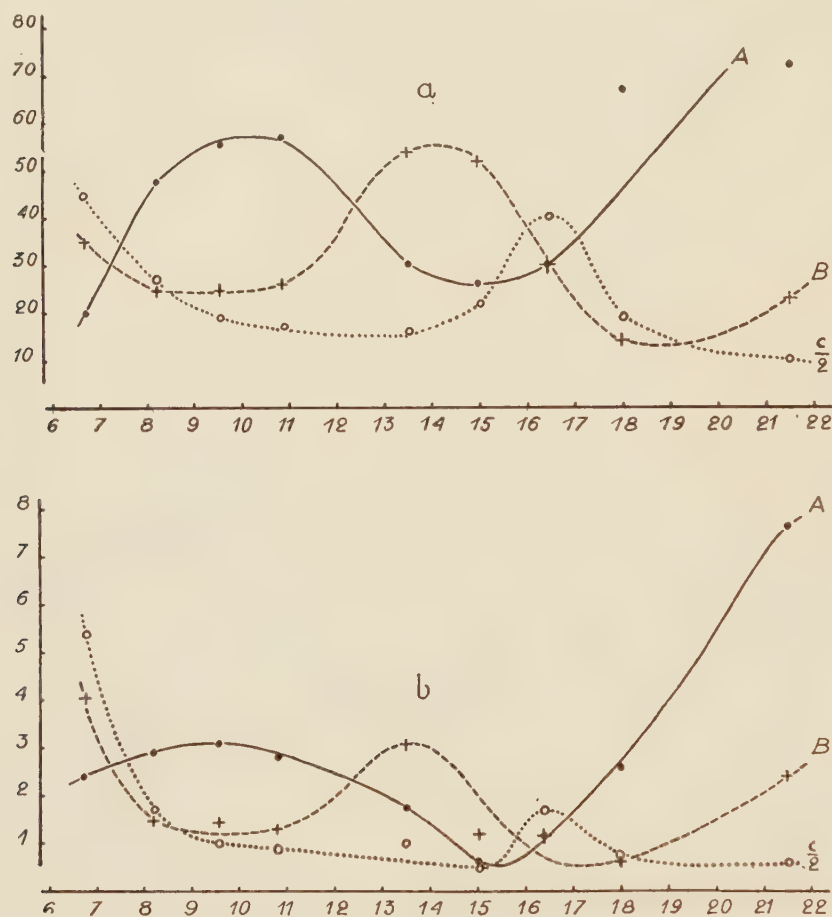


FIG. 18. — Groupe émergé. — a : Courbes rapportées à 100 divisions; b : à 1 000 individus.

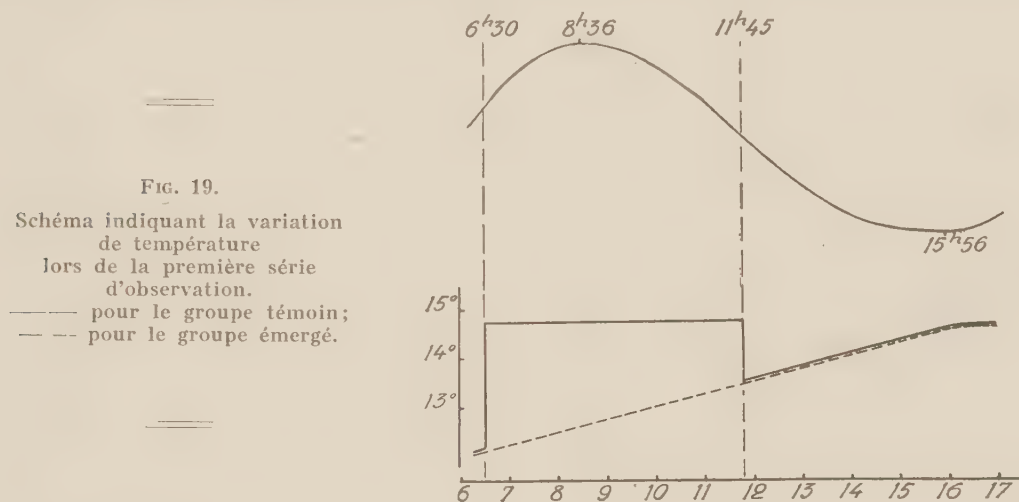
Comparaison avec les courbes témoins. — Les courbes relatives à chaque stade sont, au début, confondues. Au moment où les Patelles témoins sont recouvertes par la mer, on n'observe pas encore de différence de comportement, puis les courbes se séparent peu à peu. Sur les courbes pour 1 000 individus relatives au groupe maintenu à sec, le maximum de A est d'ordonnée plus faible, a lieu plus tard, mais retombe moins vite, puis les maxima de B et $\frac{C}{2}$ se produisent normalement décalés. Lors du début de la deuxième épidémie, les courbes A sont toujours décalées et le maximum de celle concernant les Patelles restées à sec se produira plus tardivement; mais, là encore, cette seconde épidémie sera beaucoup plus importante que la première.

Les courbes rapportées à 100 divisions traduisent ces faits.

Le calcul de la variation du nombre d'individus qui entrent à chaque instant en division nous indiquerait ce même parallélisme de comportement avec les témoins.

Il existe donc, entre les Urcéolaires des Patelles maintenues à sec et de celles soumises aux conditions normales, un remarquable parallélisme de comportement. Dans le cas des Patelles maintenues à sec, le phénomène des épidémies semble cependant s'amortir un peu, sans d'ailleurs que nous puissions encore savoir si cette légère différence est due à l'absence d'immersion, ou si elle peut être uniquement attribuée aux températures différentes auxquelles les deux groupes furent soumis. On observe en outre, entre les deux groupes, des différences de durée de division, mais celles-ci sont uniquement attribuables à la température.

4° GROUPE MAINTENU IMMERGÉ. — Sur 20 frottis provenant de 20 Patelles, nous avons observé 26 480 Urcéolaires, dont 138 présentaient un stade de division. Le tableau XXVII résume nos observations aux différentes heures. Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus, figurent dans le tableau XXVIII. D'où les courbes (fig. 20, a et b).



Pour les épidémies envisagées, la courbe A pour 1 000 se confond avec la courbe correspondante du lot témoin. Les courbes B et $\frac{C}{2}$ pour 1 000 sont d'ordonnées légèrement plus faibles, mais ceci s'explique facilement par le fait qu'au cours de l'épidémie précédente, la durée de division a été plus courte, les Urcéolaires subissant toujours ici la température de l'eau (14°75), un peu supérieure à celle subie par le lot témoin à partir de l'immersion. Les courbes pour 100 divisions traduisent ces faits.

Le comportement des Urcéolaires du groupe constamment immergé est donc le même que celui des témoins.

Ainsi le comportement des Urcéolaires est sensiblement le même au cours des premières heures, à partir du moment où les divers groupes sont soumis à des traitements différents.

DEUXIÈME SÉRIE D'OBSERVATIONS

Une seconde série d'expériences, faites le 31 mai, soit le surlendemain des précédentes et portant sur les mêmes groupes, va montrer qu'il ne se produit plus d'épidémie chez ceux qui ne sont plus soumis à l'action des marées.

1° GROUPE TÉMOIN. — Nous avons observé 31 frottis provenant des branchies de 31 Patelles, ceux-ci présentaient 49 700 Urcéolaires, dont 463 à un stade de division. Le tableau XXIX résume nos observations pour les différents lots. Les valeurs de A , B , $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions,

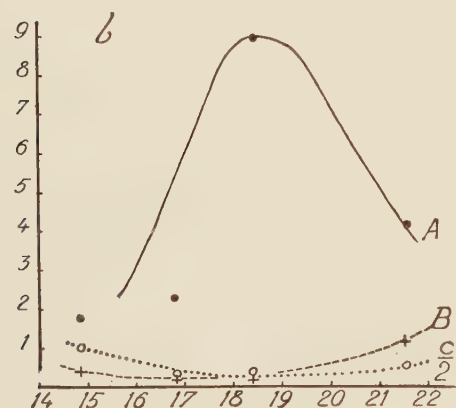
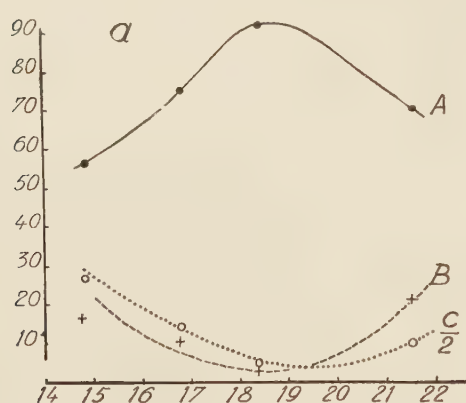


FIG. 20.

FIG. 20. — Groupe immergé. —
a : courbes rapportées à 100 divisions ; b : à 1 000 individus.

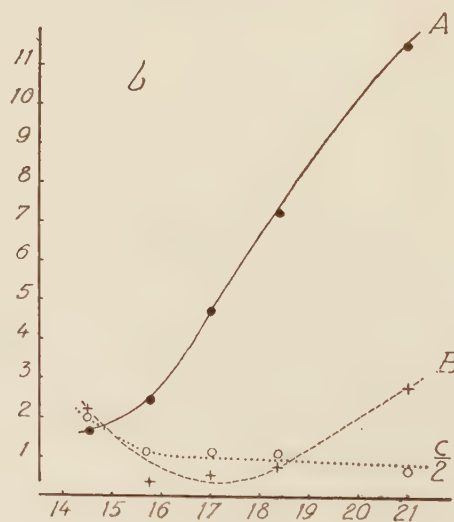
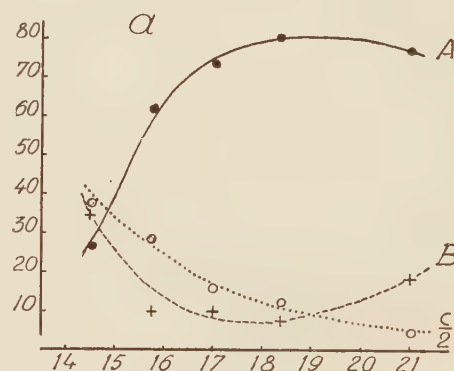
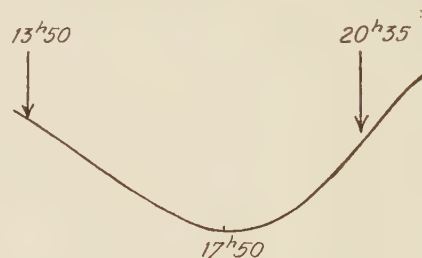


FIG. 21.

FIG. 21. — Groupe témoin. —
a : variation de A , B , $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions ; b : pour 1 000 individus.

puis à 1 000 individus, figurent dans le tableau XXX. D'où les deux séries de courbes (fig. 21, a et b).

L'allure des courbes reste la même; on remarque cependant que l'épidémie débute ici très tôt et sera plus importante, plus importante même que celle observée pendant la marée du soir du 29 mai. Notons encore que le maximum d'individus qui entrent en division par heure doit bien, comme toujours, se situer aux environs de l'immersion. Si l'on considère en effet

les valeurs de A pour 1 000 et que l'on calcule, à partir de celles-ci, celles de n, en prenant pour T, 7 h. et 0,37 comme durée relative de A (durées trouvées lors de l'observation du groupe témoin du 29 mai et qui restent valables ici, la température de la mer n'ayant pas changé depuis l'avant-veille), on trouve les valeurs du tableau XXXI. La courbe (fig. 22) montre bien que le maximum doit sensiblement se situer au moment de l'immersion.

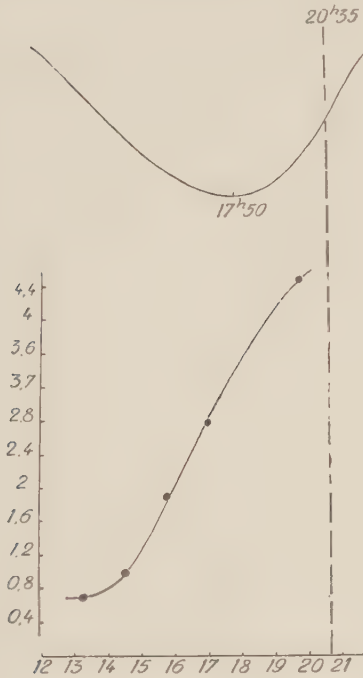


FIG. 22.

FIG. 22. — Groupe témoin.
— Variation du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus.

FIG. 23. — Groupe émergé.
— a : variation de A, B, $\frac{C}{2}$ pour 100 divisions ;
b : pour 1 000 individus.

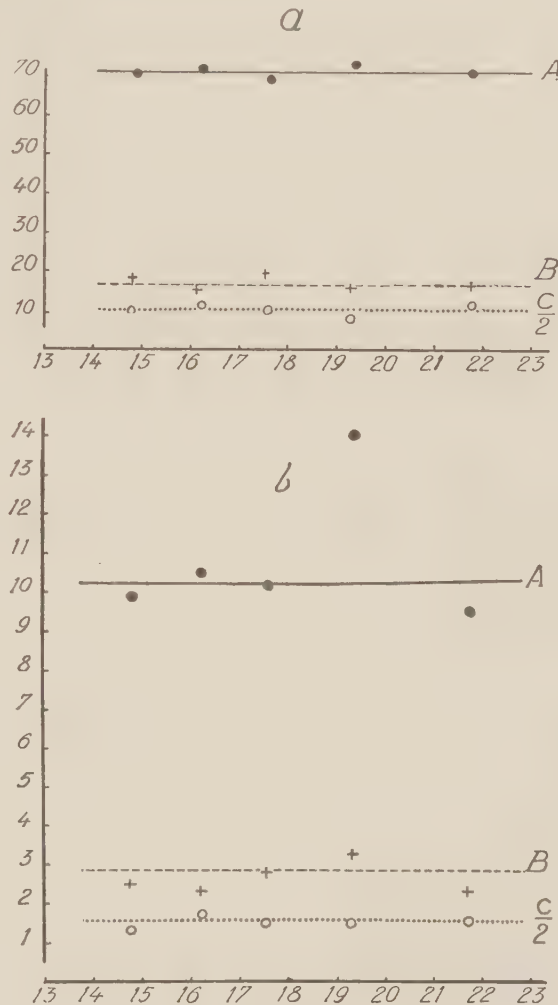


FIG. 23.

On voit donc que, dans les conditions normales, le phénomène continue à se dérouler conformément à nos observations antérieures. Notons cependant, ici, que l'épidémie commence particulièrement tôt et sera très importante. Cette importante épidémie débute l'après-midi et se déroulera pendant la marée nocturne.

2° GROUPE SOUMIS A DES MARÉES EXPÉRIMENTALES. — Nous nous bornons, pour ce groupe, à indiquer les conclusions de l'examen de 4 lots de frottis présentant un total de 14 000 individus, dont 62 divisions.

Il existe ici un net parallélisme de comportement avec les Urceolaires du groupe témoin; cependant, l'épidémie est moins importante et reproduit sensiblement l'épidémie primitive.

3° GROUPE MAINTENU ÉMERGÉ. — Les Patelles de ce groupe, rappelons-le, étaient à sec en aquarium depuis le 29 mai à l'aube; elles avaient été immergées pour la dernière fois par la marée de la nuit du 28 mai, qui les avait découvertes à 23 h. 40.

Sur 25 frottis de ce groupe, nous avons observé 23 800 Urcéolaires, dont 395 présentaient un stade de division. Le tableau XXXII résume leur répartition. Les valeurs de A , B , $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, figurent dans le tableau XXXIII.

Les courbes correspondantes (fig. 23, a) se ramènent à des droites parallèles à l'axe des temps. Nous constatons donc, pour la première fois, l'absence d'épidémie, ou, tout au moins, elle ne peut plus apparaître à notre limite d'erreur. Nous voyons, d'autre part, qu'il existe de plus grandes différences entre les durées relatives des trois stades que celles observées lors de l'étude des autres groupes (ces trois droites se situent en effet aux environs des ordonnées 70-20-10, correspondant aux durées relatives. Cette différence avec les durées relatives précédemment obtenues est attribuable au fait qu'un certain nombre de stades de divisions observés ici (30 %) présentent les aberrances que nous avons précédemment décrites; celles-ci sont cause,

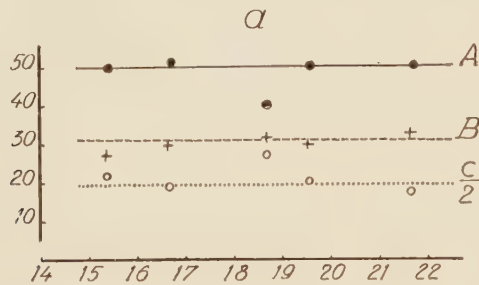
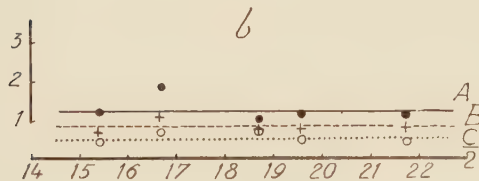


FIG. 24.

Groupe immergé.

a : variation de A , B , $\frac{C}{2}$
pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus.



au stade A, d'une plus lente évolution du macronucleus par rapport au micronucleus, puis de la scission tardive du corps de l'Infusoire.

Les valeurs de A , B , $\frac{C}{2}$, rapportées à 1 000 individus, figurent dans le tableau XXXIII. Les droites correspondantes (fig. 23, b) traduisent le même phénomène, mais montrent, en outre, que le nombre d'individus observés au stade A est ici très élevé, constamment voisin de 10 %. Ceci est dû, en partie, au fait que la durée de division est sensiblement augmentée par suite des aberrances nucléaires signalées, mais surtout à ce qu'il se produit effectivement un grand nombre de divisions. En effet, nous avons vu, lors de leur étude, que les aberrances nucléaires de la division étaient inégalement réparties chez les populations d'Urcéolaires des diverses Patelles maintenues émergées, celles-ci protégeant inégalement leur branchie de la dessiccation en raison de la forme de leur coquille. Or, ici, si on ne tient compte dans les statistiques que des populations dans lesquelles les stades de division sont normaux, et pour lesquels on ne peut admettre un grand changement de durée, nous trouvons encore, pour les variations de A , B , $\frac{C}{2}$ rapportées à 100 divisions ou à 1 000 individus, des paliers et les ordonnées de ceux-ci diffèrent assez peu de celles des précédentes.

Chez les Urcéolaires des Patelles maintenues expérimentalement émergées, il n'existe donc plus d'épidémie de divisions. Les divisions continuent cependant à se produire ;

nous en observons même une proportion élevée, mais elles débutent régulièrement à tout moment.

4° GROUPE MAINTENU IMMERGÉ. — Les Patelles, qui, depuis le 29 mai, étaient restées constamment immergées, n'avaient eu à subir aucune variation sensible de température, celle-ci étant restée comprise entre 14°50 et 14°75.

Sur 24 frottis de ce groupe, nous avons observé 25 500 Urcéolaires, dont 85 présentaient un stade de division. Le tableau XXXIV résume nos observations aux différentes heures. Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions puis à 1 000 individus, figurent dans le tableau XXXV.

Là encore, il n'y a pas d'épidémie de divisions, les courbes (figure 24, *a* et *b*) se ramenant à des droites parallèles à l'axe des temps. De plus, les droites se rapportant à 1 000 individus montrent que la proportion des divisions observées est très faible et, comme on ne peut alléguer aucune objection ayant trait à une modification de la durée de division, la proportion de divisions qui se produisent est très faible.

TROISIÈME SÉRIE D'OBSERVATIONS

Il y a lieu, enfin, de connaître le comportement des Urcéolaires des différents groupes de Patelles précédemment constitués, à une époque encore plus éloignée du début de l'expérience. Cette troisième série d'observations se rapporte à des lots de frottis fixés au cours de la journée du 2 juin, donc 5 jours (100 heures) après la mise en expérience; 8 marées s'étaient déroulées pendant ce temps. Ces observations confirment et précisent les précédentes.

1° GROUPE TÉMOIN. — La mer étant assez forte le 2 juin et, prévoyant qu'il serait difficile de nous procurer des Patelles du groupe témoin lorsqu'elles seraient recouvertes par la mer, nous avons récolté un certain nombre de celles-ci pendant la basse mer du matin et les avons soumises en aquarium à une marée expérimentale correspondant à la marée réelle et aux mêmes conditions de température. Nous avons vu en effet, dans la première série d'observations, qu'au cours de la première journée après la récolte, le comportement des Urcéolaires des Patelles soumises à une marée expérimentale était, dans ces conditions, rigoureusement le même que celui des Urcéolaires des Patelles restées normalement sur le rivage. Il nous a cependant été possible d'exécuter quelques lots de frottis provenant du groupe témoin resté dans les rochers; ceux-ci permettront de voir s'il en est toujours bien ainsi et donc s'il est justifié de considérer tout cet ensemble comme témoin.

Ce premier ensemble comprend 91 frottis sur lesquels nous avons observé 101 700 Urcéolaires, dont 1 989 présentaient un stade de division. Le tableau XXXVI résume leur répartition.

Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus, figurent dans le tableau XXXVII.

Les courbes (fig. 25, *a* et *b*) montrent l'habituel phénomène des épidémies et l'on y voit que les points provenant des lots témoins récoltés dans les rochers, quelques minutes avant la fixation, appartiennent bien aux courbes déterminées par ceux qui proviennent de l'observation des lots récoltés dans la matinée et soumis à une marée artificielle; par conséquent, ceci confirme nos observations précédentes : il y a identité de comportement dans les deux cas et il est justifié de considérer ce premier ensemble comme témoin.

De même que dans les deux séries d'observations précédentes, on constate, ici encore, une très grande différence d'amplitude entre l'épidémie qui s'est déroulée pendant la marée haute de jour et celle correspondant à la marée de la nuit. Cette seconde épidémie, qui débute très

tôt par rapport à l'instant de l'immersion, est particulièrement importante, plus importante même que les épidémies correspondantes des deux premières séries d'observations.

La comparaison de la courbe A pour 1 000 obtenue ici, avec celle du lot témoin de la pre-

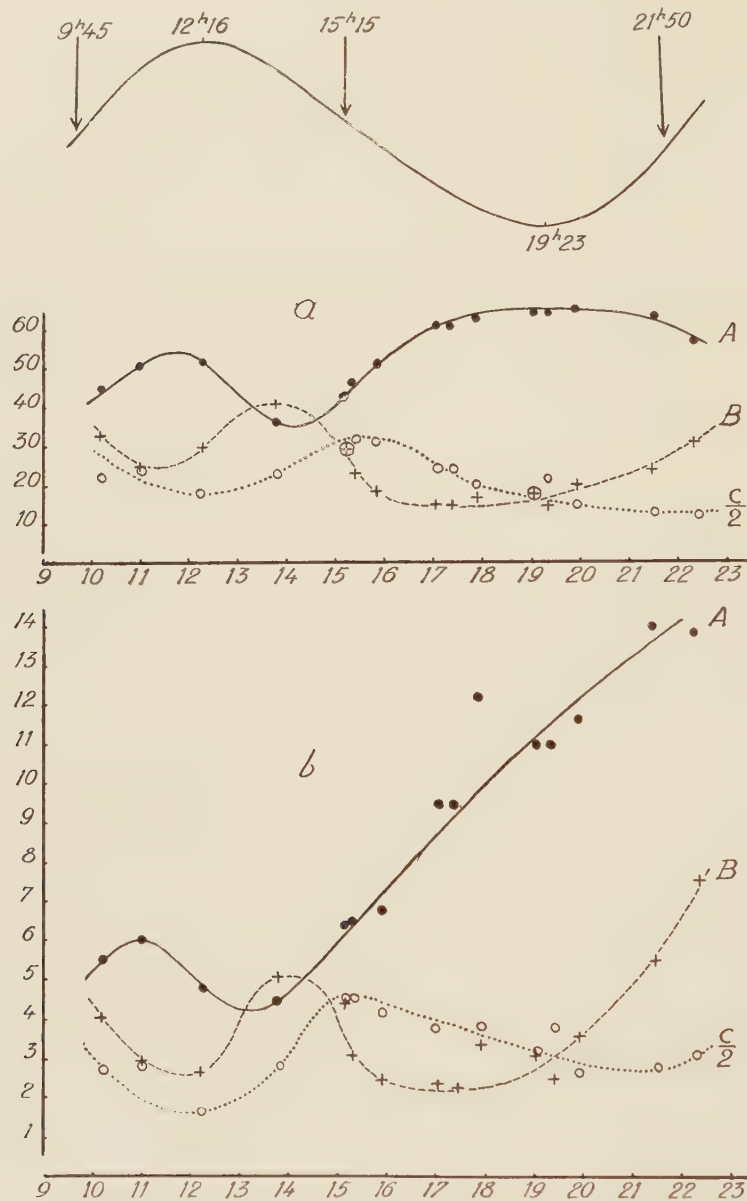


FIG. 25. — Groupe témoin. — a : variation de A, B, $\frac{C}{2}$ pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus.

mière série d'observations, montre le parfait parallélisme de comportement des Urcéolaires. Ici cependant, à chaque instant, le nombre de divisions observées pour 1 000 individus est plus élevé, et comme dans les deux cas, ainsi que nous allons le voir plus loin, la durée de division est sensiblement la même, nous pouvons en déduire qu'à chaque instant, le nombre de divi-

sions qui se produisent est effectivement plus élevé. L'allure des courbes montre que cette augmentation est sensiblement dans le même rapport aux différentes heures, et cela aussi bien au moment des épidémies qu'entre celles-ci; on observe, en somme, une simple translation des courbes suivant les ordonnées.

Durée de la division. — Le calcul de la durée de division appliqué aux courbes pour 100 divisions donne, à quelques minutes près, dans les deux intervalles, 6 h. Cette coïncidence s'explique par le fait que les courbes sont ici très bien déterminées et que, l'épidémie étant de courte durée, celle-ci s'est presque entièrement déroulée pendant l'immersion (le maximum de $\frac{C}{2}$ coïncide, en effet, sensiblement avec le moment de l'émersion) donc à température cons-

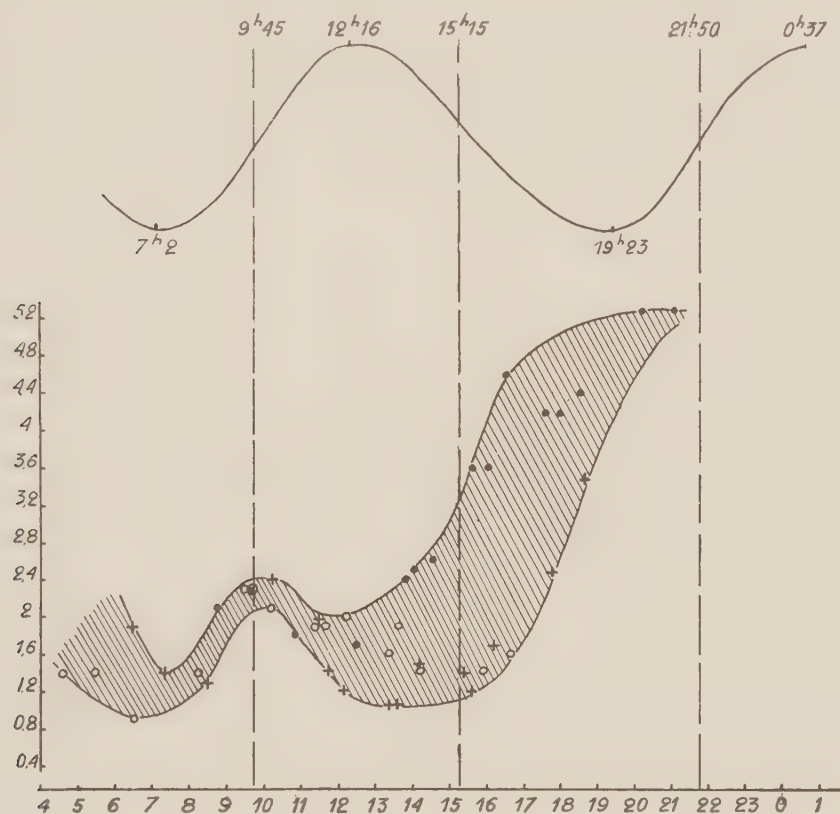


FIG. 26. — Groupe témoin. — Variation du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1 000 individus.

tante (15°). Rappelons que, dans la première série d'observations, le calcul de la durée de division, fait dans l'intervalle correspondant à l'immersion, donnait 7 h.; la température de la mer était alors sensiblement la même. La coïncidence de ces résultats est donc satisfaisante.

Le calcul appliqué aux courbes pour 1 000 individus donne des résultats peu différents.

Variation du nombre de divisions qui débutent par heure. — Les valeurs de n calculées à partir des courbes pour 1 000 individus figurent au tableau XXXVIII, d'où la représentation graphique (fig. 26).

On voit que, là encore, le maximum du nombre d'individus qui entrent en division a lieu au moment de l'immersion.

La comparaison de cette aire de dispersion, avec celle obtenue dans la première série

d'observations, montre le phénomène signalé déjà lors de la comparaison des courbes pour 1 000, à savoir : le nombre d'individus qui entrent à chaque instant en division est ici plus élevé et cette augmentation semble à tout moment être dans le même rapport.

L'étude de ce groupe montre donc encore l'inégalité des épidémies relatives à deux marées consécutives et, par comparaison avec les résultats précédents, une augmentation du nombre des divisions. Nous avons, en outre, la preuve que le comportement des Urcéolaires des Patelles soumises, dans les mêmes conditions de température, à une première marée artificielle, est rigoureusement le même que celui des Urcéolaires provenant des Patelles normalement situées dans la zone intercotidale.

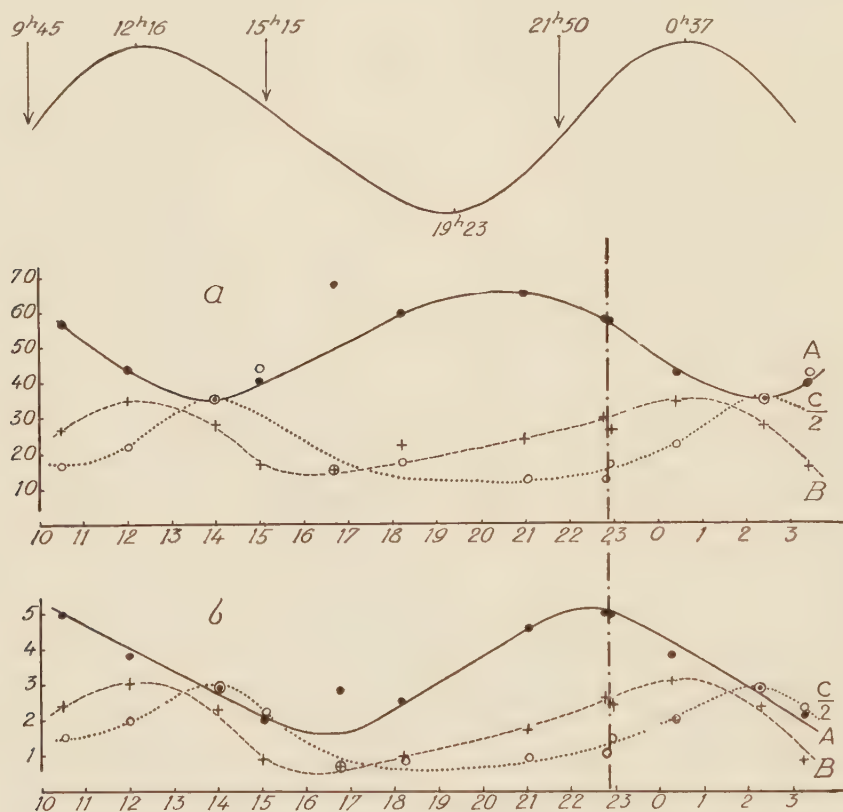


FIG. 27. — Groupe soumis à des marées expérimentales. — a : variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions; b : pour 1 000 individus.

2° GROUPE SOUMIS A DES MARÉES EXPÉRIMENTALES. — Ce groupe était, depuis le 29 mai au matin, soumis en aquarium à des marées expérimentales dont les heures coïncidaient avec celles des marées naturelles, et, de plus, à une température sensiblement constante de 14°75. Ce groupe comporte 36 frottis présentant un total de 36 000 individus, dont 312 en division. Leur répartition est indiquée au tableau XXIX. Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus, figurent au tableau XL. D'où les courbes (fig. 27, a et b).

Ces deux séries de courbes traduisent l'habituel phénomène des épidémies; mais, contrairement à ce que l'on observe chez les témoins, elles montrent que les épidémies sont ici d'égale importance. Si nous faisons, en effet, subir à ces courbes une translation, parallèle aux abscisses, égale au temps qui sépare deux marées hautes consécutives (soit 12 h. 21), nous voyons qu'elles

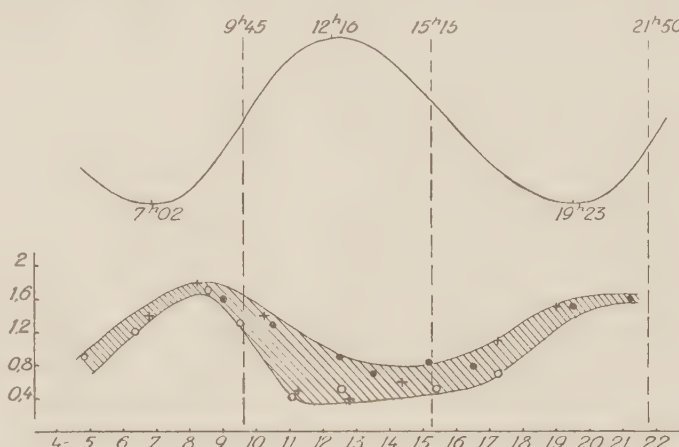
se raccordent de façon quasi parfaite. En somme, chez les Urceolaires des Patelles soumises à des marées expérimentales dont les heures sont celles des marées réelles et, de plus, subissant une température constante, l'épidémie qui se produit à chaque marée reste identique à elle-même.

Durée de la division. — Le calcul est rendu incertain pour les courbes rapportées à 100 divisions, par le fait que le maximum de la courbe A pour 100 est mal déterminé en raison de sa forme très arrondie et qu'une faible erreur sur les nombres des divers stades de division, observés à son voisinage, entraîne une variation suffisante des ordonnées pour modifier de façon importante son abscisse. Le calcul, au contraire, est intéressant à partir des courbes pour 1 000 individus dont les maxima sont mieux déterminés. Pour celles-ci, le calcul fait dans les deux intervalles donne une durée de 6 h. 1/2, la température étant ici de 14°75.

Variation du nombre de divisions qui débutent par heure. — Les valeurs de n (tableau XLI), calculées d'après les durées fournies par les courbes ci-dessus, permettent d'établir la courbe (fig. 28). Celle-ci traduit les faits signalés lors de l'étude des courbes pour 1 000; de plus, elle montre, comme toujours, que c'est sensiblement au moment de l'immersion que le nombre d'indi-

FIG. 28.
Groupe soumis à des marées
expérimentales.

Variation du nombre
de divisions
qui débutent par heure
pour 1 000 individus.



vidus qui entrent à chaque instant en division passe par son maximum; l'ordonnée de ce maximum est sensiblement la même que celle obtenue lors de l'épidémie initialement observée.

Chez les Urceolaires des Patelles subissant des marées expérimentales, dont les heures sont celles des marées réelles et soumises à une température constante, le phénomène des épidémies continue à se dérouler; mais ici, contrairement à ce que l'on observe chez les témoins, à chaque marée, l'épidémie qui se produit est d'égale importance.

3° GROUPE MAINTENU ÉMÉRGÉ. — Sur 30 frottis provenant des Patelles maintenues émergées depuis le 29 mai, nous avons observé 21 500 individus, dont 234 en division. Ces stades de division présentent, pour la plupart, les aberrances nucléaires que nous avons déjà signalées dans ce groupe lors de la seconde série d'observations; mais, depuis le phénomène s'est encore accentué et, ici, la quasi-totalité des stades présentent ces aberrances. Le tableau XLII résume nos observations. Les valeurs de A , B , $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions, puis à 1 000 individus, figurent dans le tableau XLIII et permettent d'établir les deux séries de courbes (fig. 29, *a* et *b*).

On constate, là encore, l'absence d'épidémie. On voit, de plus, par comparaison avec le groupe correspondant de la deuxième série d'observations (fig. 23), que les droites pour 100 divisions ont mêmes ordonnées, alors que les droites pour 1 000 individus ont, ici, leurs ordonnées décalées vers des valeurs plus faibles; on observe une proportion moindre de divisions, ce qui signifie que moins de divisions se produisent, d'autant plus que les aberrances nucléaires observées ont pour effet d'augmenter la durée de division.

4° GROUPE MAINTENU IMMERGÉ. — Sur 29 frottis de ce groupe, nous avons observé 18 700 individus, dont 31 seulement présentaient un stade de division. Leur répartition est résumée dans le tableau XLIV.

On observe donc, ici, que très peu de divisions et le fait que, dans la majorité des lots, on ne rencontre aucun stade B ou aucun stade C ne permet pas la construction des courbes

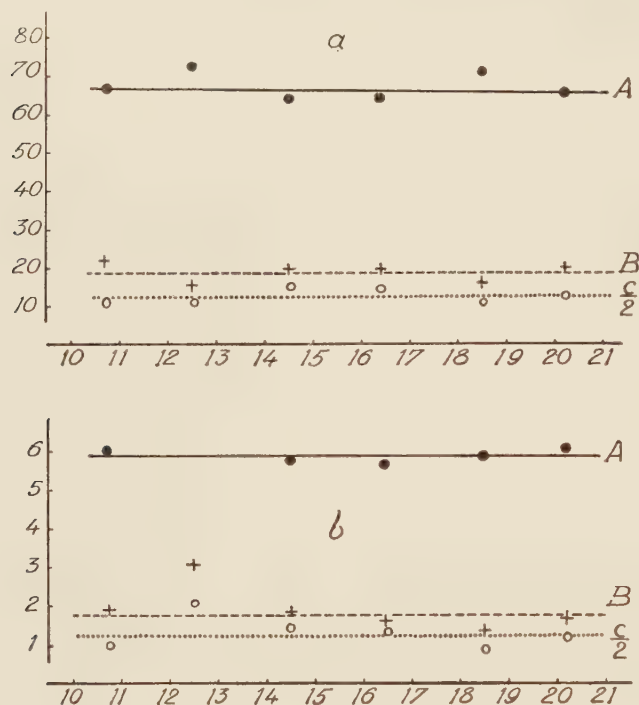


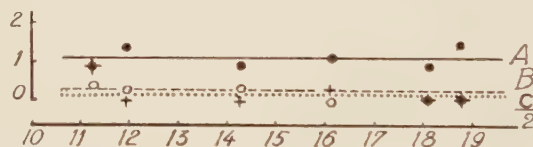
FIG. 29.

Groupe émergé.

a : variation de A, B, $\frac{C}{2}$,
pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus.

rapportées à 100 divisions, une erreur portant sur l'observation d'un seul stade modifiant, dans de grandes proportions, les ordonnées. Au contraire, les courbes rapportées à 1 000 individus restent toujours intéressantes, une erreur semblable n'entraînant, pour celles-ci, que de faibles modifications.

FIG. 30.
Groupe immergé.
Variation de A, B, $\frac{C}{2}$,
pour 1 000 individus.



Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 1 000 individus, figurent dans le tableau XLV; elles permettent de tracer les droites (fig. 30).

Ainsi que, pour le groupe correspondant de la seconde série d'observations, on constate qu'il ne se produit pas d'épidémie; de plus, la proportion des divisions observées est très faible, ce qui signifie qu'il se produit très peu de divisions.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Les résultats obtenus au cours des observations correspondant à cette étude expérimentale et qui reposent sur l'examen d'environ 500 000 Urcéolaires, dont 5 000 en voie de division, peuvent se résumer ainsi :

GROUPE TÉMOIN. — Chez celui-ci, on observe l'habituel phénomène des épidémies de division; on constate en outre que :

1° D'une épidémie à l'autre, la proportion de divisions *observées* est différente, ce qui signifie, ici, que la proportion de divisions qui se *produisent* est différente, car, dans tous les cas, la durée de division est sensiblement la même. Les épidémies sont donc bien d'inégale importance et l'épidémie qui se déroule pendant la marée haute de jour est beaucoup plus faible que celle qui correspond à la marée haute de nuit. Nous attribuons ce fait aux températures très différentes que subissent les Patelles, dans l'un et l'autre cas, pendant leur émergence au cours du déclenchement des épidémies. Dans les expériences, une de ces périodes se situe en effet au début du jour, l'autre au milieu de la journée. Le fait qu'en aquarium, à température constante, les épidémies se reproduisent, identiques à elles-mêmes, à chaque marée artificielle, est une présomption en faveur de cette hypothèse.

Cette variation journalière de l'importance des épidémies de division est, en somme, pour nous comparable à la variation saisonnière, la période chaude étant représentée, ici, par le jour; la froide, par la nuit.

2° En comparant les deux séries d'expériences extrêmes, l'une du 29 mai, l'autre du 2 juin, on constate qu'il se produit plus de divisions au cours de cette dernière, et cela pour les deux épidémies envisagées; il s'agit là, pensons-nous, de l'influence saisonnière en liaison encore avec la température. Si, au cours des deux séries d'expériences, la température de l'eau a peu varié (de l'ordre de 1/4 de degré), par contre, la température de l'air, pendant l'émergence, au moment du déclenchement des épidémies, a subi une variation plus importante (de l'ordre de 5° au début des deux émergences).

La température agirait donc, pendant l'émergence, lors du déclenchement des épidémies dont elle conditionnerait l'importance. Puis la température n'aurait plus d'influence que sur la durée de division.

3° L'allure des courbes du nombre de divisions qui débutent par heure et qui figurent, en somme, les épidémies elles-mêmes, montre aussi que ce sont bien les conditions créées par l'émergence qui déterminent l'abondance des divisions. C'est toujours, en effet, pendant l'émergence que se déclenche le phénomène et, comme nous l'avons déjà vu lors de l'étude de l'influence de la hauteur du lieu de récolte sur les épidémies, celui-ci décroît à partir de l'instant où les Patelles sont recouvertes par l'eau, le maximum de la courbe coïncidant toujours avec la fin de l'émergence. Les conditions de milieu déterminant le phénomène se réalisent d'autant plus tôt, pendant l'émergence, que la température est plus élevée et, dans certaines de nos observations, nous pouvons ainsi voir cet instant se situer avant même l'heure de la basse mer.

GROUPE SOUMIS A DES MARÉES EXPÉRIMENTALES. — Dans ce groupe, soumis à des marées expérimentales dont les heures coïncident avec celles des marées réelles, nous avons fait deux séries d'observations distinctes :

1° Dans deux expériences, nous avons soumis les Patelles qui venaient d'être récoltées à des températures aussi voisines que possible de celles que subissaient les témoins, et avons constaté que le comportement des Urcéolaires est identique dans les deux cas.

2° Chez des Patelles maintenues à température constante, les épidémies se reproduisent, identiques à chaque marée.

GRUPE MAINTENU ÉMERGÉ. — Pendant les premières heures, le phénomène des épidémies va continuer à se dérouler en l'absence de marée; mais, au bout de deux jours, il ne se produira plus d'épidémie. On observe cependant un nombre élevé de divisions, débutant à tout moment et, chez celles-ci, les aberrances nucléaires précédemment décrites.

GRUPE MAINTENU IMMERGÉ. — Chez les Patelles maintenues immergées, on observe le même phénomène, mais il ne se produit que très peu de divisions.

La grande différence entre les nombres d'individus qui se divisent dans les deux dernières expériences montre encore que c'est bien l'émersion qui réalise les conditions nécessaires à la division. Dans les cas des Patelles constamment émergées, il n'y a plus d'épidémie, ou plutôt il se produit une épidémie dont le « maximum » dure indéfiniment, car, en l'absence d'immersion, à aucun moment les conditions qu'impose celle-ci ne se réalisent et n'entraînent la décroissance des courbes. Dans le cas des Patelles constamment immergées, il n'y a plus d'épidémie, ou plutôt il se produit une épidémie constante, minimum, car les conditions déterminées par l'émersion et provoquant la croissance des courbes ne se réalisent pas. On peut, en somme, dans ces deux expériences, se représenter les droites obtenues comme des paliers d'épidémies indéfinies qui, dans le cas du groupe à sec, correspondraient à des maxima de courbes, dans le groupe immergé à leur minima.

Cette étude nous a permis de voir la relation étroite qui existe entre les épidémies de division des Urcéolaires et la marée; l'émersion détermine les épidémies ou, tout au moins, en détermine la simultanéité chez toutes les Patelles; la température joue également un rôle important non seulement en agissant sur la durée de division, mais, encore, en conditionnant l'amplitude du phénomène. Pour nous, l'action adjuvante de la température sur les épidémies est à rapprocher de l'action déterminante de la marée, car, les épidémies se déclenchant pendant l'émersion, les modifications subies chez les Patelles par le milieu qui abrite les commensaux doivent être d'autant plus rapides que la température est plus élevée.

APPENDICE

PREMIÈRE SÉRIE D'OBSERVATIONS

Groupe témoin.

TABLEAU XIX

Nombre d'individus observés.

Heures de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
6 h. 40	10 500	25	43	113
7 h. 55	15 500	39	28	66
9 h. 05	8 400	33	18	29
10 h. 15	5 200	12	10	13
11 h. 35	5 300	4	8	12
14 h. 10	4 000	8	11	26
15 h. 40	4 000	2	4	4
17 h. 20	6 900	56	10	13
19 h. 45	7 600	69	15	8

TABLEAU XX

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
6 h. 40	20	35	45	2,4	4,1	5,4
7 h. 55	39	28	33	2,5	1,8	2,1
9 h. 05	51	27	22	3,9	2,1	1,7
10 h. 15	42	35	23	2,3	1,9	1,2
11 h. 35	22	45	33	0,8	1,5	1,1
14 h. 10	25	34	40	2	2,7	3,3
15 h. 40	25	50	25	0,5	1	0,5
17 h. 20	77	14	9	8,1	1,5	0,9
19 h. 45	78	18	4	9,1	2	0,5

TABLEAU XXI

Valeurs de n.

θ	$\theta - 0,18, T$	n	$\theta - 0,53 T$	n	$\theta - 0,85 T$	n
6 h. 40	5 h. 30	0,9	3 h.	1,8	0 h. 40	2,5
7 h. 55	6 h. 40	1	4 h. 10	0,8	2 h.	1
9 h. 05	7 h. 50	1,5	5 h. 20	0,9	3 h. 10	0,8
10 h. 15	9 h.	0,9	6 h. 30	0,8	4 h. 20	0,6
11 h. 35	10 h. 20	0,3	—	—	5 h. 40	0,5
14 h. 10	13 h.	0,8	10 h. 30	1,2	8 h. 10	1,6
15 h. 40	14 h. 30	0,2	12 h.	0,4	—	—
17 h. 20	16 h.	3	13 h. 40	0,7	11 h. 20	0,4
19 h. 45	18 h. 30	3,5	16 h.	0,9	13 h. 50	0,2

Groupe soumis à une marée expérimentale.

TABLEAU XXII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
8 h. 20	3 770	13	8	18
11 h.	3 230	4	8	10
15 h. 15	5 550	4	3	6
17 h.	880	5	1	2
22 h.	2 000	8	7	2
1 h.	5 330	24	29	63
1 h. 30	1 640	4	7	44

TABLEAU XXIII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
8 h. 20	43	27	30	3,5	2,1	2,4
11 h.	24	47	29	1,2	2,4	1,5
15 h. 15	40	30	30	0,7	0,6	0,6
17 h.	72	14	14	5,7	1,1	1,1
22 h.	50	44	6	4	3,5	0,5
1 h.	28	35	37	4,5	5,5	5,9
1 h. 30	22	39	39	2,7	4,8	4,8

TABLEAU XXIV

Valeurs de n.

θ	$\theta - 0,18 \text{ T}$	n	$\theta - 0,53 \text{ T}$	n	$\theta - 0,85 \text{ T}$	n
8 h. 20	7 h. 5	1,4	4 h. 35	0,9	2 h. 25	1,2
11 h.	9 h. 45	0,5	7 h. 15	1	5 h. 5	0,7
15 h. 15	14 h.	0,3	11 h. 30	0,2	9 h. 20	0,3
17 h.	15 h. 45	2,3	13 h. 15	0,5	11 h. 5	0,5
22 h.	20 h. 45	1,6	18 h. 15	1,5	16 h. 5	0,3
1 h.	23 h. 45	1,8	21 h. 15	2,3	19 h. 5	2,8
1 h. 30	0 h. 15	1,1	21 h. 45	1,9	19 h. 35	2,3

Groupe maintenu émergé.

TABLEAU XXV

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
6 h. 40	10 470	25	43	113
8 h. 10	6 570	19	10	22
9 h. 35	5 880	18	8	12
10 h. 50	4 720	13	6	8
13 h. 30	5 700	10	18	11
15 h.	5 210	3	6	5
16 h. 25	3 220	4	4	11
18 h.	5 440	14	3	8
21 h. 30	8 800	67	21	10

TABLEAU XXVI

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
6 h. 40	20	35	45	2,4	4,1	5,4
8 h. 10	48	25	27	2,9	1,5	1,7
9 h. 35	56	25	19	3,1	1,4	1
10 h. 50	57	26	17	2,8	1,3	0,9
13 h. 30	30	54	16	1,8	3,1	1
15 h.	26	52	22	0,6	1,2	0,5
16 h. 25	30	30	40	1,2	1,2	1,7
18 h.	67	14	19	2,6	0,6	0,7
21 h. 30	72	23	5	7,6	2,4	0,6

Groupe maintenu immergé.

TABLEAU XXVII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
14 h. 45	5 680	11	3	11
16 h. 40	12 260	27	4	10
18 h. 20	4 430	40	1	4
21 h. 30	4 110	27	5	5

TABLEAU XXVIII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
14 h. 45	56	16	28	1,9	0,5	1
16 h. 40	75	11	14	2,2	0,3	0,4
18 h. 20	93	2	5	9	0,3	0,5
21 h. 30	70	20	10	4,1	1,2	0,6

DEUXIÈME SÉRIE D'OBSERVATIONS

Groupe témoin.

TABLEAU XXIX

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
14 h. 30	15 500	26	34	72
15 h. 45	8 000	20	3	18
17 h.	11 300	54	7	24
18 h. 20	6 400	47	5	14
21 h.	8 800	102	25	12

TABLEAU XXX

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
14 h. 30	27	35	38	1,7	2,2	2
15 h. 45	62	10	28	2,5	0,4	1,1
17 h.	74	10	16	4,8	0,6	1,1
18 h. 20	80	8	12	7,3	0,8	1,1
21 h.	77	19	4	11,6	2,8	0,7

TABLEAU XXXI

Valeurs de n.

θ	$\theta - 0,18 T$	n
14 h. 30	13 h. 10	0,7
15 h. 45	14 h. 30	1
17 h.	15 h. 40	1,9
18 h. 20	17 h.	2,8
21 h.	19 h. 40	4,5

Remarque. — Le calcul des valeurs de n, à partir des courbes B et $\frac{C}{2}$, est inutile, car il ne nous donne pas de points après 17 h. et ne nous permet pas de préciser la position du maximum de la courbe qui seul nous intéresse ici.

Groupe maintenu émergé.

TABLEAU XXXII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
14 h. 50	6 950	69	18	19
16 h. 10	3 300	35	8	12
17 h. 35	5 860	60	17	17
19 h. 20	4 640	66	15	14
21 h. 45	3 050	29	7	9

TABLEAU XXXIII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
14 h. 50	71	19	10	10	2,6	1,4
16 h. 10	72	16	12	10,6	2,4	1,8
17 h. 35	70	20	10	10,2	2,9	1,5
19 h. 20	75	17	8	14,2	3,2	1,5
21 h. 45	72	17	11	9,5	2,3	1,5

Groupe maintenu immergé.

TABLEAU XXXIV

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
15 h. 25	7 600	9	5	8
16 h. 40	6 400	12	7	9
18 h. 40	4 900	5	4	7
19 h. 35	4 020	5	3	4
21 h. 40	2 560	3	2	2

TABLEAU XXXV

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
15 h. 25	50	28	22	1,2	0,7	0,5
16 h. 40	51	30	19	1,9	1,1	0,7
18 h. 40	40	32	28	1	0,8	0,7
19 h. 35	50	30	20	1,2	0,8	0,5
21 h. 40	50	33	17	1,2	0,8	0,4

TROISIÈME SÉRIE D'OBSERVATIONS

Groupe témoin.

TABLEAU XXXVI

Nombre d'individus observés.

Lot	Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
			Stade A	Stade B	Stade C
I	10 h. 10	7 600	42	31	41
II	11 h.	3 000	18	9	17
III	12 h. 15	6 300	30	17	21
IV	13 h. 50	6 500	29	33	36
A	15 h. 10	8 700	56	38	78
V	15 h. 20	8 600	56	27	78
B	15 h. 50	6 900	47	17	58
C	17 h. 05	5 900	56	14	45
VI	17 h. 20	6 000	57	14	46
D	17 h. 50	5 800	71	19	46
E	19 h. 05	3 600	40	11	23
VII	19 h. 20	6 000	66	15	46
VIII	19 h. 55	11 000	128	40	60
F	21 h. 30	7 600	106	41	42
IX	22 h. 20	8 200	113	61	50

Dans le tableau, les lots désignés par une lettre se rapportent aux Patelles témoins récoltées dans les rochers quelques instants avant la fixation; ceux désignés par un chiffre, aux Patelles récoltées dans la matinée et subissant leur première marée artificielle.

TABLEAU XXXVII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Lot	Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
		A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
I	10 h. 30	45	33	22	5,5	4,1	2,7
II	11 h.	51	25	24	6	3	2,8
III	12 h. 15	52	30	18	4,8	2,7	1,7
IV	13 h. 50	36	41	23	4,5	5,1	2,8
A	15 h. 10	42	29	29	6,4	4,4	4,5
V	15 h. 20	46	22	32	6,5	3,1	4,5
B	15 h. 50	51	18	31	6,8	2,5	4,2
C	17 h. 05	61	15	24	9,5	2,4	3,8
VI	17 h. 20	61	15	24	9,5	2,3	3,8
D	17 h. 50	63	17	20	12,2	3,3	3,9
E	19 h. 05	64	18	18	11	3,1	3,2
VII	19 h. 20	64	14	22	11	2,5	3,8
VIII	19 h. 55	65	20	15	11,6	3,6	2,7
F	21 h. 30	63	24	13	14	5,4	2,8
IX	22 h. 20	57	31	12	13,8	7,5	3,1

TABLEAU XXXVIII

Valeurs de n.

θ	$\theta - 0,2 T$	n	$\theta - 0,55 T$	n	$\theta - 0,85 T$	n
10 h. 10	8 h. 50	2,1	6 h. 30	1,9	4 h. 30	1,4
11 h.	9 h. 40	2,3	7 h. 20	1,4	5 h. 20	1,4
12 h. 15	10 h. 50	1,8	8 h. 30	1,3	6 h. 30	0,9
13 h. 50	12 h. 30	1,7	10 h. 10	2,4	8 h. 10	1,4
15 h. 10	13 h. 50	2,4	11 h. 30	2	9 h. 30	2,3
15 h. 20	14 h.	2,5	11 h. 40	1,4	9 h. 40	2,3
15 h. 50	14 h. 30	2,6	12 h. 10	1,2	10 h. 10	2,1
17 h. 05	15 h. 40	3,6	13 h. 20	1,1	11 h. 20	1,9
17 h. 20	16 h.	3,6	13 h. 40	1,1	11 h. 40	1,9
17 h. 50	16 h. 30	4,6	14 h. 10	1,5	12 h. 10	2
19 h. 05	17 h. 40	4,2	15 h. 20	1,4	13 h. 20	1,6
19 h. 20	18 h.	4,2	15 h. 40	1,2	13 h. 40	1,9
19 h. 55	18 h. 30	4,4	16 h. 10	1,7	14 h. 10	1,4
21 h. 30	20 h. 10	5,3	17 h. 50	2,5	15 h. 50	1,4
22 h. 20	21 h.	5,3	18 h. 40	3,5	16 h. 40	1,6

Groupe soumis à des marées expérimentales.

TABLEAU XXXIX

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
10 h. 30	3 400	17	8	10
12 h.	10 000	39	31	40
14 h.	3 500	10	8	20
15 h.	3 400	7	3	15
16 h. 40	5 800	17	4	8
18 h. 10	4 000	10	4	6
21 h.	1 700	8	3	3
22 h. 50	4 200	21	11	9

TABLEAU XL

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
10 h. 30	57	26	17	5	2,4	1,5
12 h.	43	35	22	3,9	3,1	2
14 h.	36	28	36	2,9	2,3	2,9
15 h.	40	17	43	2,1	0,9	2,2
16 h. 40	68	16	16	2,9	0,7	0,7
18 h. 10	59	23	18	2,5	1	0,8
21 h.	64	24	12	4,7	1,8	0,9
22 h. 50	58	30	12	5	2,6	1,1

TABLEAU XLI

Valeurs de n.

θ	$\theta - 0,24 T$	n	$\theta - 0,6 T$	n	$\theta - 0,87 T$	n
10 h. 30	9 h.	1,6	6 h. 40	1,4	4 h. 50	0,9
12 h.	10 h. 30	1,3	8 h. 10	1,8	6 h. 20	1,2
14 h.	12 h. 30	0,9	10 h. 10	1,4	8 h. 20	1,7
15 h.	13 h. 30	0,7	11 h. 10	0,5	9 h. 20	1,3
16 h. 40	15 h. 10	0,9	12 h. 50	0,4	11 h.	0,4
18 h. 10	16 h. 40	0,8	14 h. 20	0,6	12 h. 30	0,5
21 h.	19 h. 30	1,5	17 h. 10	1,1	15 h. 20	0,5
22 h. 50	21 h. 20	1,6	19 h.	1,5	17 h. 10	0,7

Groupe maintenu émergé.

TABLEAU XLII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
10 h. 45	7 700	46	15	15
12 h. 30	1 640	23	5	7
14 h. 30	2 700	16	5	8
16 h. 25	2 300	13	4	6
18 h. 30	2 200	13	3	4
20 h. 10	5 000	30	9	12

TABLEAU XLIII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
10 h. 45	67	22	11	6	1,9	1
12 h. 30	73	16	11	14	3,1	2,1
14 h. 30	64	20	16	5,9	1,9	1,5
16 h. 25	65	20	15	5,7	1,7	1,3
18 h. 30	72	17	11	5,9	1,4	0,9
20 h. 10	67	20	13	6	1,8	1,2

Groupe maintenu immergé.

TABLEAU XLIV

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
11 h. 15	4 300	4	4	3
11 h. 55	2 200	3	0	1
14 h. 15	3 300	3	0	2
16 h. 05	3 600	4	1	0
18 h. 05	3 300	3	0	0
18 h. 45	2 000	3	0	0

TABLEAU XLV

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 1 000 individus.

Heure de fixation	A	B	$\frac{C}{2}$
11 h. 15	0,9	0,9	0,4
11 h. 55	1,4	0	0,2
14 h. 15	0,9	0	0,3
16 h. 05	1,1	0,3	0
18 h. 05	0,9	0	0
18 h. 45	1,5	0	0

VIII. — Le comportement des *Scyphidia*.

Il existe sur les branchies des Patelles, en compagnie de l'*Urceolaria patellæ*, un autre Pérित्रiche, la *Scyphidia patellæ*, dont la présence chez les *Patella vulgata* de Wimereux était constante. Au cours des observations que nous avons exposées et qui permirent de mettre en évidence une relation entre la marée et la division de l'*Urceolaria patellæ*, nous avons fait une statistique des *Scyphidia* et de leurs divisions, afin de voir si elles se comportaient, vis-à-vis de la marée, de la même façon que les Urcéolaires.

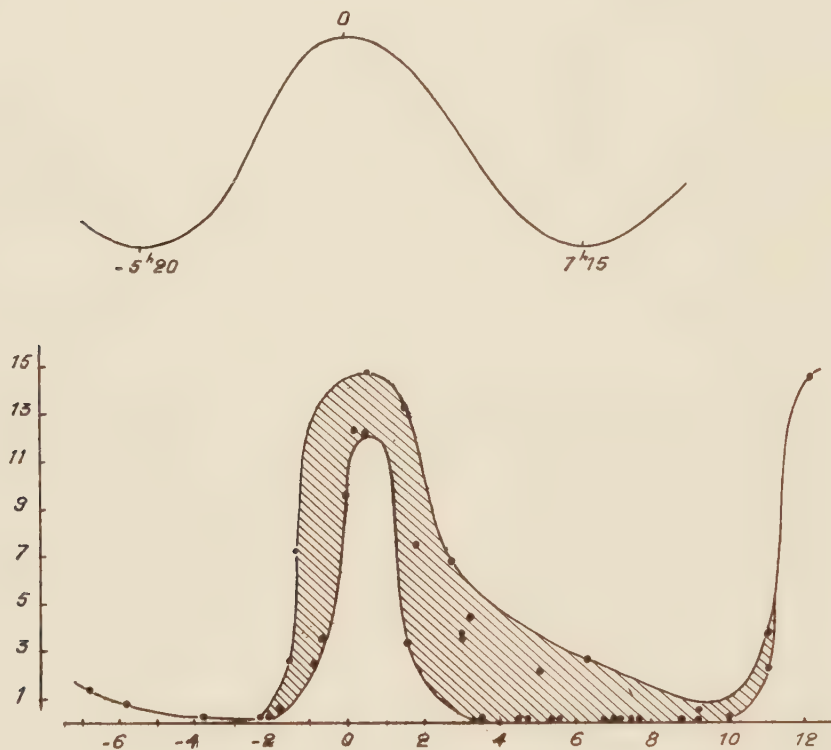


FIG. 31. — Variation du nombre de *Scyphidia* en division pour 1 000 individus.
Courbe supérieure = marée moyenne.

Les nombres de *Scyphidia* et de leurs divisions, observées au cours des expériences précédentes, furent les suivantes (1) :

Expérience du 13 mai 1939 : 5 050 <i>Scyphidia</i> , 26 divisions.					
»	26	»	»	14 300	» 41 »
»	29	»	»	6 600	» 29 »
»	2 juin	»	»	6 000	» 13 »

Ces nombres montrent que la densité de population des *Scyphidia*, sur la branchie des Patelles, est beaucoup plus faible que celle des Urcéolaires. En effet, dans ces expériences,

(1) Nous n'avons fait figurer ici que les expériences fournissant des nombres suffisants de *Scyphidia* pour permettre la statistique qui va suivre.

nous n'avons observé en tout que 31 950 *Scyphidia*, alors que la quantité d'Urcéolaires portés par les mêmes frottis étaient d'environ 300 000; cette différence, de l'ordre du 1/10, était générale chez toutes les Patelles de Wimereux, quelle que soit l'époque. La diffé-

TABLEAU XLVI

II	θ	N	n	n ‰
13 mai 1939. — Haute mer : 7 h. 7.				
5 h. 30	— 1 h. 40	390	1	2,6
7 h. 15	0 h. 10	650	8	12,3
8 h. 50	1 h. 40	1 480	5	3,4
10 h. 20	3 h. 10	450	2	4,4
11 h. 40	4 h. 30	180	0	0
13 h. 25	6 h. 15	380	1	2,6
14 h. 50	7 h. 40	250	0	0
16 h. 20	9 h. 10	580	2	0,5
18 h. 10	11 h.	270	1	3,7
19 h. 15	12 h. 10	420	6	14,3
26 mai 1939. — Haute mer : 17 h. 47.				
11 h.	— 6 h. 50	2 600	3	1,2
12 h. 10	— 5 h. 40	4 440	3	0,7
14 h. 10	— 3 h. 40	540	0	0
16 h.	— 1 h. 50	2 240	1	0,5
17 h.	— 0 h. 50	1 600	4	2,5
18 h. 15	0 h. 30	1 820	22	12,1
19 h. 35	1 h. 50	1 060	8	7,5
29 mai 1939. — Haute mer : 8 h. 36.				
6 h. 40	— 2 h.	650	0	0
7 h. 55	— 0 h. 40	1 130	4	3,5
9 h. 5	0 h. 30	1 430	21	14,7
11 h. 35	3 h.	830	3	3,6
14 h. 10	5 h. 35	860	0	0
15 h. 40	7 h.	340	0	0
17 h. 15	8 h. 40	900	0	0
19 h. 40	11 h.	460	1	2,2
2 juin 1939. — Haute mer : 12 h. 16.				
10 h. 10	— 2 h. 10	270	0	0
11 h.	— 1 h. 20	140	1	7,1
12 h. 15	— 0 h. 5	320	3	9,4
13 h. 50	1 h. 30	300	4	13,3
15 h. 10	2 h. 50	430	3	7
15 h. 20	3 h.	370	1	3,7
15 h. 50	3 h. 30	170	0	0
17 h. 5	4 h. 45	520	0	0
17 h. 20	5 h.	480	1	2,1
17 h. 50	5 h. 30	500	0	0
19 h. 5	6 h. 45	860	0	0
19 h. 20	7 h.	410	0	0
19 h. 55	7 h. 35	340	0	0
21 h. 30	9 h. 10	350	0	0
22 h. 20	10 h.	635	0	0

rence entre les nombres de divisions rencontrées dans les deux populations est encore plus grande : nous n'avons, en effet, observé que 110 *Scyphidia* en division, alors que, sur les mêmes préparations, on trouvait 3 213 stades de divisions d'Urcéolaires. Cette différence de la proportion des divisions observées dans les deux populations est surtout due au fait que la durée de division des *Scyphidia* est plus brève.

Pour savoir si, là encore, il existe un rapport entre la marée et la division, nous avons étudié la variation du nombre d'individus en division, rapporté à 1 000 individus, en fonction du décalage de l'heure de fixation par rapport à l'heure de la haute mer.

Dans le tableau XLVI, figurent, pour les séries de frottis effectués les 13, 26, 29 mai et 2 juin 1939 : l'heure de la haute mer, l'heure de fixation H, le décalage θ par rapport à l'heure de la haute mer prise comme instant 0, le nombre N d'individus observés, le nombre n de division, le nombre de divisions pour 1 000 individus.

Construisons la courbe en portant en abscisses les valeurs des décalages des heures de fixation par rapport à l'heure de la haute mer, et en ordonnées les valeurs correspondant au nombre de divisions pour 1 000 individus. Au-dessus de la courbe, schématisons la marée moyenne, haute à l'instant 0 (fig. 31).

Malgré le petit nombre d'individus observés en division, les points figuratifs obtenus caractérisent nettement la courbe. Le maximum du nombre de divisions observées pour 1 000 individus se situant sensiblement au moment de la haute mer, et la durée de division étant plus courte que celle de l'*Urceolaria patellæ* (de l'ordre de grandeur du seul stade A), c'est encore lors de l'émersion que l'épidémie débute et son maximum se situe encore aux environs de l'immersion. Il y a parallélisme de comportement des deux Pérित्रiches.

IX. — Le cas des commensaux de la *Patella lusitanica*.

Nous avons vu que, sur la branchie des *Patella vulgata* récoltées à Wimereux, la présence de l'*Urceolaria patellæ* et de la *Scyphidia patellæ* était absolument constante, et que la division de ces Infusoires était en relation avec la marée, l'épidémie de division débutant pendant l'émersion, puis étant inhibée par l'immersion. Nous avons montré, par ailleurs, qu'en maintenant expérimentalement des Patelles émergées ou immergées, il ne se produisait plus d'épidémie de division chez les Urcéolaires.

Il nous a semblé intéressant de savoir si l'on observait chez les Patelles méditerranéennes, en l'absence normale de marée, la même constance du commensalisme et quel pouvait être le comportement de la division.

Nos recherches ont porté sur des *Patella lusitanica* récoltées le 10 avril 1942, sur des rochers émergés au pied du Musée Océanographique de Monaco; à ce niveau, c'est la seule espèce de Patelle que nous ayons rencontrée. Ainsi que nous l'avons fait pour l'étude des commensaux des Patelles de Wimereux, nous avons exécuté un certain nombre de frottis de branchies et, pour que le nombre d'Infusoires par frottis traduise bien la densité de population des commensaux, nous avons employé la même technique et nous nous sommes entouré des mêmes précautions que précédemment. Il est à noter, cependant, qu'étant donné la taille plus faible de la *Patella lusitanica*, l'unité de longueur de branchie utilisée pour l'exécution des frottis ne correspond plus à la moitié de la branchie, ainsi qu'il en était pour les *Patella vulgata* de taille moyenne, mais à sa totalité.

Sur tous les frottis et, *in vivo*, sur toutes les branchies des *Patella lusitanica* examinées, nous avons observé des Urcéolaires qui ne semblent présenter aucune différence morphologique avec ceux que nous rencontrions chez la *Patella vulgata*; aussi pensons-nous qu'il s'agit bien de la même espèce : *Urceolaria patellæ* (Cuénot). Cependant, les

frottis montraient la présence fréquente dans le cytoplasme, en plus des noyaux normaux, d'un ou plusieurs fragments nucléaires, que nous n'avons jamais rencontrés chez les Urceolaires de la *Patella vulgata*. Cette particularité sera étudiée dans un autre travail.

DENSITÉ DE POPULATION

50 frottis, répartis en 7 lots, présentent un total de 6 500 individus; chacun de ces lots provient des Patelles récoltées à des heures différentes, ceci, comme nous le verrons plus loin, en vue de l'étude de la division. Les moyennes des nombres d'*Urceolaria* observés par frottis, dans chaque lot, figurent au tableau XLVII.

TABLEAU XLVII

Lot I	Nombre d'individus observés Nombre de frottis	$\frac{1\ 120}{7} = 160$
Lot II	»	$= \frac{840}{8} = 105$
Lot III	»	$= \frac{1\ 150}{8} = 144$
Lot IV	»	$= \frac{700}{7} = 100$
Lot V	»	$= \frac{860}{6} = 143$
Lot VI	»	$= \frac{850}{7} = 121$
Lot VII	»	$= \frac{950}{7} = 135$

Ces nombres, dans nos conditions expérimentales, traduisent des densités, c'est-à-dire qu'ils sont proportionnels et d'ailleurs, ainsi que nous l'avons exposé, sensiblement égaux aux nombres d'individus parasitant l'unité de longueur de branchie qui, dans le cas particulier de *Patella lusitanica*, se confond avec la longueur totale de l'organe. Ils montrent, comme chez *Patella vulgata*, que, pour des individus sensiblement de même taille, récoltés à la même époque et au même endroit, le nombre d'Urceolaires est relativement constant. Les écarts observés dans un même lot, d'un frottis à l'autre, sont du même ordre de grandeur chez les deux espèces. De plus, le nombre moyen d'individus par lame, qui est ici de 130, est nettement inférieur au minimum obtenu à Wimereux, soit 350 individus par lame en mars 1938. Donc, même dans le cas le plus défavorable, la densité de population des Urceolaires est plus faible chez la *Patella lusitanica*. Dans cette comparaison, il y a lieu cependant de tenir compte de la taille moyenne des Patelles, taille nettement plus faible pour l'espèce de Monaco. La densité de population varie, en effet, en fonction de la taille, mais ces variations restent, en tout cas, inférieures à celles indiquées ici.

En résumé, la présence de l'*Urceolaria patellæ* est donc également constante sur la branchie de la *Patella lusitanica* et, pour des Patelles de même taille, récoltées à la même époque et au même endroit, la densité de population de l'Infusoire est sensiblement constante. Enfin, la densité de population est ici plus faible que chez la *Patella vulgata*.

ÉTUDE DE LA DIVISION

Afin de voir s'il existait des épidémies analogues à celles observées chez les Urcéolaires des Patelles de Wimereux, un certain nombre de fixations ont été faites à des heures différentes. Ici, cependant, les Patelles ne furent soumises à aucune marée et restèrent constamment émergées pendant la durée de l'observation ; le lieu de récolte, situé en effet au début de l'expérience, à 1 mètre environ au-dessus de l'eau, ne fut jamais atteint par celle-ci au cours de nos récoltes (ces Patelles n'avaient d'ailleurs certainement pas été atteintes par la mer depuis un certain temps).

Sur les 50 frottis, répartis en 7 lots et comprenant 6 500 Urcéolaires, 125 individus sont en voie de division. Ces divisions, qui en majorité présentent les aberrances nucléaires décrites précédemment chez les Urcéolaires des *Patella vulgata* maintenues expérimentalement à sec, se répartissaient en 61 A, 16 B, 48 C (voir tableau XLVIII), représentant donc 15,8 divisions pour 1 000, nombre élevé, comparativement à ceux obtenus normalement à Wimereux.

TABLEAU XLVIII

Lot	Heure de fixation	Nombre d'individus	A	B	C
I	9 h. 20	1 120	11	3	7
II	11 h. 20	840	8	3	8
III	14 h. 30	1 150	8	3	5
IV	15 h. 30	700	5	1	5
V	16 h. 40	860	9	2	6
VI	18 h.	850	9	3	7
VII	19 h. 10	950	11	1	10

Les valeurs des nombres A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions figurent au tableau XLIX.

TABLEAU XLIX

Lot	Heure de fixation	A. p. 100	B. p. 100	$\frac{C}{2}$ p. 100
I	9 h. 20	60	22	18
II	11 h. 20	53	20	27
III	14 h. 30	63	17	20
IV	15 h. 30	59	12	29
V	16 h. 40	64	15	21
VI	18 h.	58	20	22
VII	19 h. 10	65	6	29

La figure 32 donne les courbes de variation des nombres A, B, $\frac{C}{2}$, construites en portant, en ordonnées les valeurs des rapports que nous venons de calculer, et en abscisses les heures de fixation.

Bien que les nombres qui entrent dans cette statistique soient faibles, on voit qu'il n'existe rien ici de comparable à ce que l'on trouve pour les Urcéolaires des Patelles soumises aux marées. On obtient des droites parallèles à l'axe des temps, ce qui signifie

qu'en considérant plusieurs lots de Patelles, la division des Urcéolaires appartenant à chacun de ces lots ne débute plus à un instant déterminé, mais se produit avec la même intensité moyenne durant toute la durée de l'observation. Cela ne signifie pas d'ailleurs qu'il ne puisse se produire d'épidémie de division pour l'ensemble des individus d'une

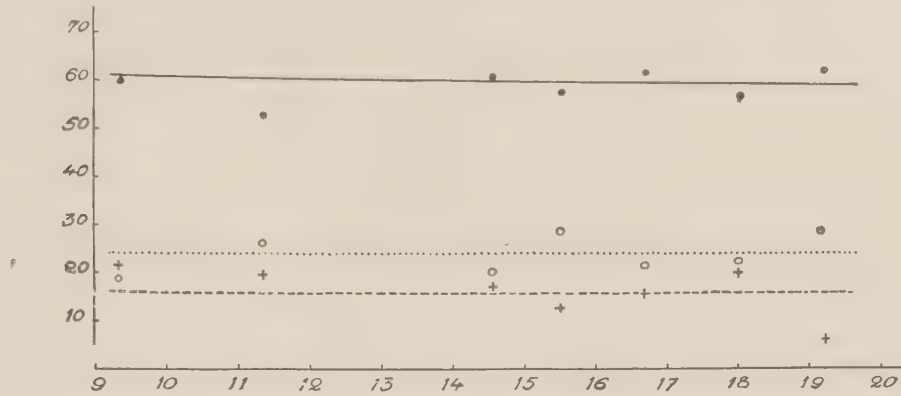


FIG. 32. Variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 100 divisions. — A %, ---- B %, $\frac{C}{2}$ %.

Patelle. S'il en est ainsi, elle se produit à des moments différents pour chaque Patelle, ce qu'on ne peut observer sur les moyennes.

Les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées non plus au nombre de division, mais à 1 000 individus, figurent au tableau L.

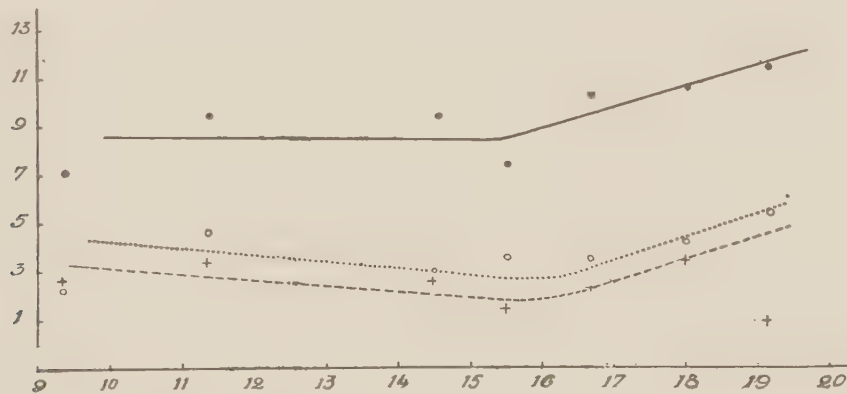


FIG. 33. — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$, pour 1 000 individus. — A ‰, ---- B ‰, $\frac{C}{2}$ ‰.

Les courbes que ces données permettent de construire (fig. 33), malgré une certaine dispersion des points dans les premiers lots, sont, jusqu'à 15 ou 16 h., sensiblement parallèles à l'axe des temps, puis il se produit une croissance nette des trois courbes. En d'autres termes, le nombre de divisions observées pour 1 000 individus, sensiblement constant jusque vers 15 h. - 16 h., augmente en fin d'expérience. Comment pouvons-nous interpréter ce résultat ?

TABLEAU L

Lot	Heure de fixation	A. p. 1000	B. p. 1000	$\frac{C}{2}$ p. 1 000
I	9 h. 20	7,2	2,7	2,2
II	11 h. 20	9,5	3,6	4,8
III	14 h. 30	9,5	2,6	3
IV	15 h. 30	7,2	1,4	3,6
V	16 h. 40	10,4	2,3	3,5
VI	18 h.	10,6	3,5	4,1
VII	19 h. 10	11,6	1	5,3

Les Patelles, constamment émergées, ont été soumises à la température de l'air ; or, celle-ci a varié au cours de l'expérience :

Heure	Température °C
9 h. 20	26
11 h. 20	26,5
14 h. 30	26,2
15 h. 30	27
16 h. 40	22
18 h.	22
19 h. 10	18,5

d'où, en gros, la courbe figure 34.

Cette courbe montre que la température, restée sensiblement constante jusque vers 15 h. - 16 h., à partir de ce moment s'abaisse rapidement. Si on compare cette courbe à celles de la figure 33, on voit que ces dernières, comme celle de la température, ne pré-

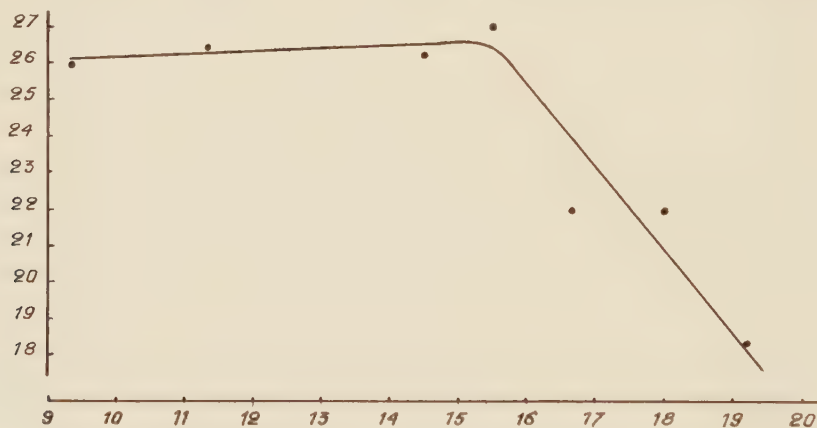


FIG. 34. — Variation de la température pendant la durée de l'expérience.

sentent aucune variation sensible jusque vers 15 h. - 16 h., puis croissent pendant que la température s'abaisse. Jusqu'à 15 h. - 16 h., le phénomène est peu net, les différences de température observées jusque-là sont en effet faibles et la dispersion des points significatifs des courbes de division est assez grande, mais le phénomène devient très net à partir du moment où se produit une variation importante de la température. A cet abaissement correspond une augmentation du nombre d'individus observés à chaque stade de

division. Cela est en parfait accord avec nos observations précédentes ; il existe en effet une influence considérable de la température sur la durée de division, celle-ci croissant rapidement lorsque la température s'abaisse.

La croissance simultanée des trois courbes de division, au moment de la chute de température, indique ici non pas qu'il se produit un plus grand nombre de divisions, mais bien, comme il était à prévoir, que la *durée de chacun des stades est plus longue* ; le nombre d'individus observés à un stade est en effet proportionnel à la durée de ce stade.

Sur ces Patelles constamment émergées, les variations de la température atmosphérique (beaucoup plus grandes que celles de la mer pendant la durée d'une marée), agissent seules. D'autre part, en l'absence d'épidémie de division, ces variations agissent simultanément sur les trois stades. A Wimereux, les premiers stades se produisent lorsque les Patelles sont immergées, donc soumises seulement à une température pratiquement constante pendant la durée de l'immersion.

Les paliers obtenus ici montrent, comme d'ailleurs les nombres globaux de divisions observées, un certain changement de la durée relative des stades par rapport à celles obtenues chez les Urcéolaires des Patelles soumises à des marées. Ce fait, que l'on pouvait également constater chez les Urcéolaires des Patelles de Wimereux maintenues expérimentalement émergées, est dû encore aux aberrances nucléaires précédemment décrites, que nous retrouvons normalement ici et qui ont pour effet d'allonger la durée du stade A par scission tardive de l'Infusoire.

En résumé, les Urcéolaires des *Patella lusitanica* restées normalement émergées pendant un certain temps se comportent comme les Urcéolaires des *Patella vulgata* maintenues expérimentalement émergées : on n'observe plus d'épidémie, mais un nombre élevé de divisions qui débute à tout instant.

Ajoutons que l'examen des frottis précédents a montré, parmi les Urcéolaires, quelques *Scyphidia* qui ne semblaient présenter aucune différence morphologique avec celles provenant des *Patella vulgata* de Wimereux ; il s'agit donc de la même espèce. Mais alors que, pour les Patelles de Wimereux, la présence des *Syphidia Patellæ* était constante, elle n'est ici qu'exceptionnelle.

X. — Influence de la température sur la durée de division de l'*Urceolaria patellæ*.

Nous rappelons que le calcul théorique de la durée de division de l'*Urceolaria patellæ* donne les résultats suivants (voir p. 147) :

Température	Durée de division	
8°5	18 h.	13 h. 1/2
13°	10 h. 1/2	7 h. 1/2
14°5	9 h. 1/2	6 h. 3/4
15°5	10 h. 1/2	5 h. 1/4
16°	6 h. 1/2	4 h. 1/4

Pour les raisons que nous avons indiquées, les résultats du premier calcul devaient correspondre à des limites supérieures, ceux du second à des limites infé-

rieures. D'autre part, les durées de division obtenues au cours de l'étude des épидémies se résument ainsi :

Température	Durée de division
11°	13 h. 1/2
13°25	9 h.
14°	8 h.
14°50	7 h. 1/2
14°75	7 h.
15°	6 h.

La représentation graphique (fig. 35) montre que ces points (figurés +) se situent effectivement entre les deux limites théoriques obtenues précédemment.

Pour préciser l'allure de la variation, nous avons, les 2 et 5 août 1939, recherché, à Wimereux, les durées de division d'Urcéolaires soumis expérimentalement à des températures différentes.

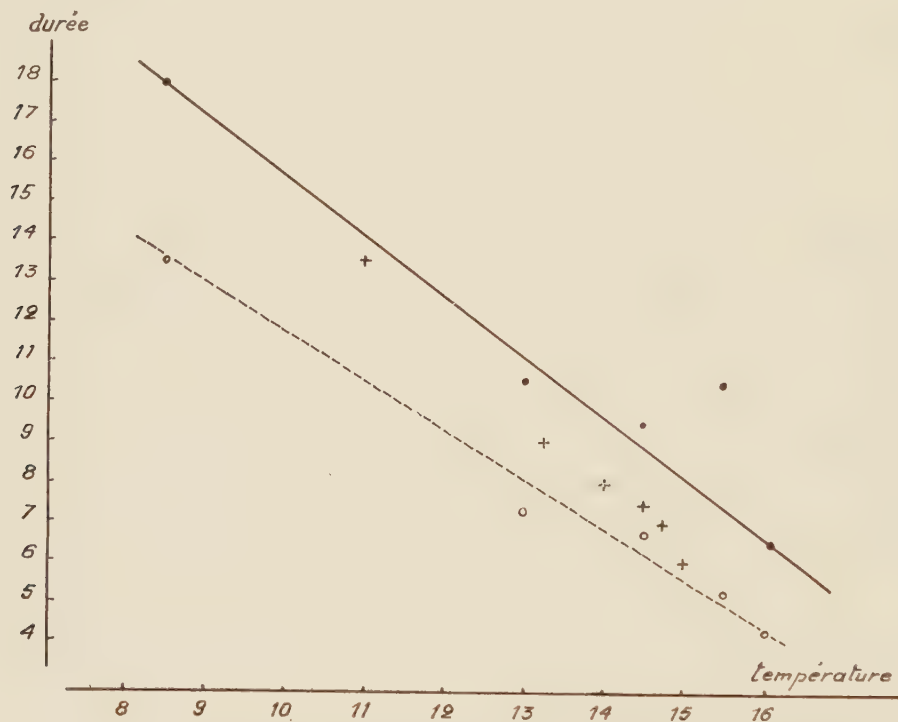


FIG. 35. — Variation de la durée de division en fonction de la température.
 limite théorique supérieure,
 ----- limite théorique inférieure, + + + + résultats expérimentaux.

Les Patelles utilisées pour ces expériences provenaient du même endroit que celles qui servirent aux trois séries d'expériences antérieures. Partagées, aussitôt après leur récolte, en plusieurs groupes, chacun de ceux-ci fut soumis à une marée artificielle dont les heures étaient celles de la marée réelle, et à une température constante, mais différente d'un groupe à l'autre. Pour l'étude de l'influence de la température sur la durée de division, ces conditions étaient justifiées, car on a vu que, d'une part, au cours de la première marée artificielle faisant suite à la récolte des Patelles, le comportement des

Urcéolaires est le même que celui des témoins ; d'autre part, dans les conditions de ces expériences, la température seule a une influence sur la durée de division.

Dans toutes ces expériences, les températures pour lesquelles nous recherchions la durée de division ont été réalisées d'emblée, au moment de l'immersion, puis maintenues

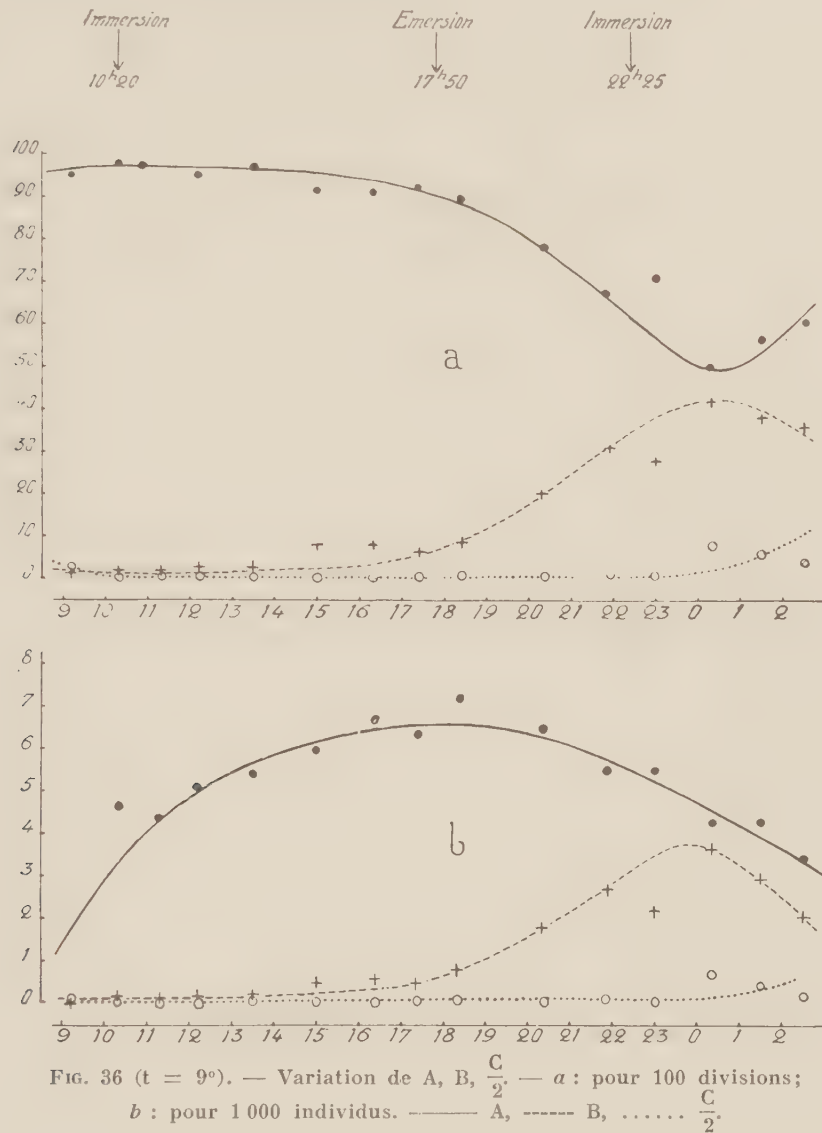


FIG. 36 ($t = 9^{\circ}$). — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$. — a : pour 100 divisions;
b : pour 1000 individus. ——— A, ----- B, $\frac{C}{2}$.

constantes. Le choix de cet instant présente en effet un double avantage : d'une part, nous nous plaçons après le déclenchement de l'épidémie, au moment où le nombre maximum de divisions débutent; d'autre part, les Urcéolaires situés dans le mucus branchial en contact avec l'eau doivent alors prendre rapidement la température de celle-ci.

Première expérience ($t = 9^{\circ}$). — Des Patelles récoltées pendant la marée basse, le 2 août, furent immergées, en aquarium, à 10 h. 20, heure de l'immersion normale de leur lieu de récolte

dans de l'eau à 9° (la température de la mer en ce jour était de 18°); cette température fut maintenue sensiblement constante au cours de l'expérience pendant l'immersion, puis l'émersion.

Le résultat de nos observations, qui portèrent sur 307 900 Urcéolaires, dont 1 926 présentaient un stade de division, figure au tableau LI (1); les valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions,

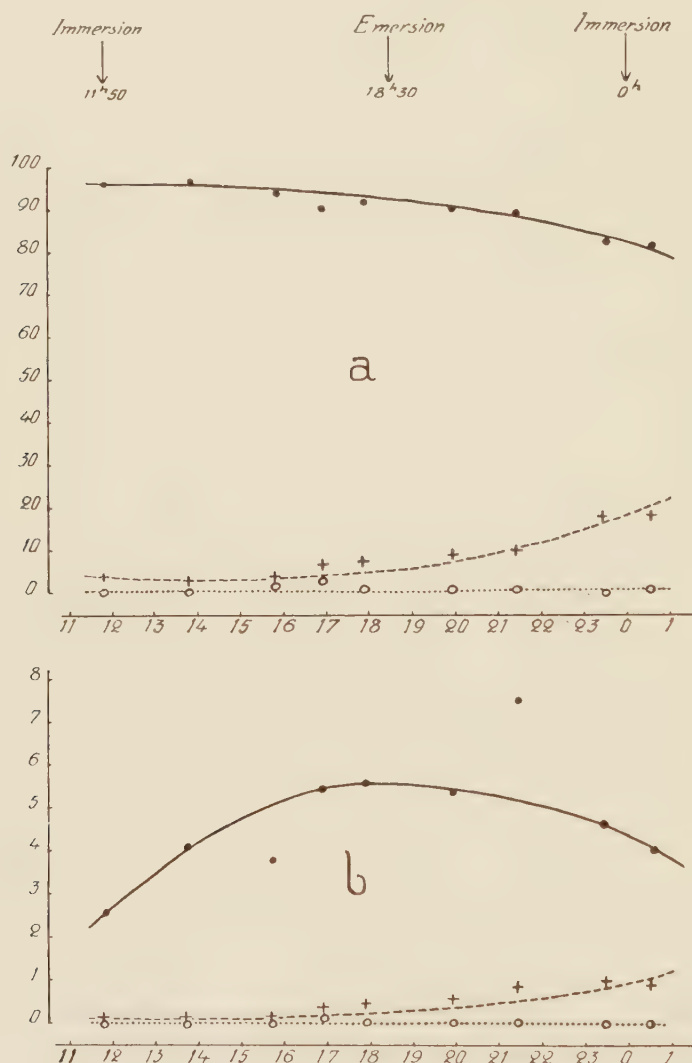


FIG. 37 ($t = 7^\circ$). — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$. — a : pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus. — A, ---- B, $\frac{C}{2}$.

puis à 1 000 individus, au tableau LII. Ces nombres permettent de construire les courbes (fig. 36, a et b).

Les courbes ont l'allure habituelle, mais présentent une forme très arrondie en raison de la longue durée de division due à la température assez basse à laquelle l'expérience s'est déroulée. En fin d'observation, la courbe du dernier stade de division commence seulement à croître. Bien que

(1) Voir les tableaux à l'appendice, en fin de chapitre.

n'ayant pas la position du maximum de cette dernière courbe, l'allure de celles ayant trait aux stades A et B permet de calculer la durée de division. Le maximum de la courbe A % est mal déterminé, celui de la courbe A ‰, au contraire, nous permet de voir que l'intervalle de temps qui sépare les maxima des courbes relatives aux stades A et B est d'environ 7 h. En prenant, pour le

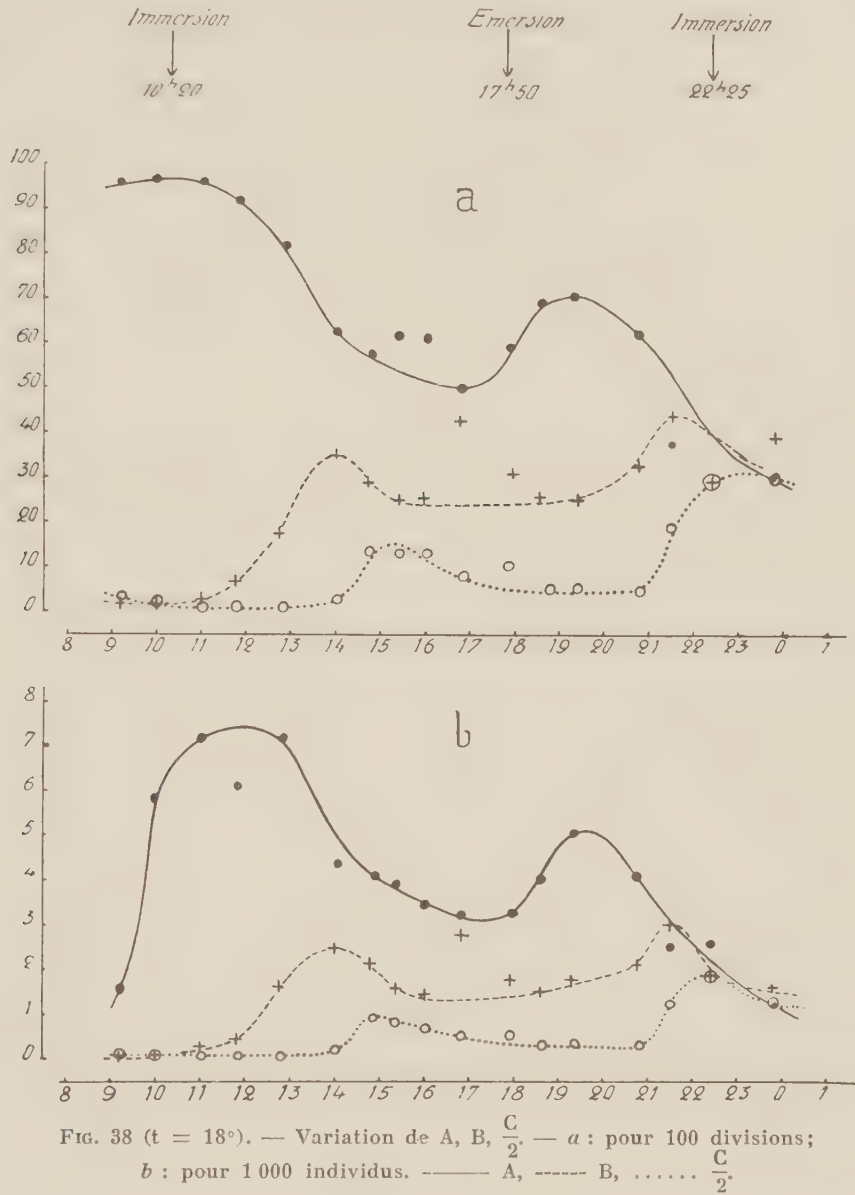


FIG. 38 ($t = 18^\circ$). — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$. — a : pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus. — A, — B, $\frac{C}{2}$.

calcul, les durées relatives 0,5-0,3-0,2, nous avons $T = \frac{7}{0,4} = 17$ h. La durée de division est donc de l'ordre de 17 h. à 9° .

Seconde expérience ($t = 7^\circ$). — Une seconde expérience fut réalisée le 5 août, dans les mêmes conditions que la précédente, mais, ici, à la température de 7° .

Nos observations, qui portèrent sur 161 600 individus, dont 921 présentaient un stade de divi-

sion, sont résumées aux tableaux LIII et LIV, qui permettent de construire les courbes (fig. 37, *a* et *b*).

Ces courbes montrent que l'expérience n'a pas été poursuivie assez longtemps pour pouvoir calculer avec exactitude la durée de division : ici, en effet, en fin d'expérience, la courbe des valeurs de *B* commence seulement à croître. L'allure des courbes permet cependant d'avoir un ordre de grandeur de cette durée. Par comparaison avec les courbes précédentes dont l'allure est très voisine, on voit qu'ici, le maximum de *B* % ne peut se situer avant 4 h., le maximum de *A* % se situant vers 18 h.; la différence d'abscisse des deux maxima est d'au moins 10 h., ce qui, en admettant toujours les durées relatives 0,5-0,3-0,2, donne une durée de $\frac{10}{0,4} = 25$ h.

L'ordre de grandeur de la durée de division à 7° est donc d'au moins 25 h.

Troisième expérience (t = 18°). — Cette expérience fut faite le 2 août, dans les mêmes conditions que la première, seule la température (18°, soit très sensiblement celle de la mer à ce jour) à laquelle furent soumises les Patelles, différait.

Le résultat de nos observations, qui portèrent sur 527 300 Urcéolaires, dont 3 569 présentaient un stade de division, figure au tableau LV. Les valeurs de *A*, *B*, $\frac{C}{2}$, rapportées : d'une part à 100 divisions, d'autre part à 1 000 individus, figurent au tableau LVI. Construisons les courbes (fig. 38, *a* et *b*).

Le calcul de la durée de division fait à partir des courbes rapportées à 1 000 individus (fig. 38, *b*), dont les maxima sont bien déterminés, donne les résultats suivants :

Pour la première épidémie, les ordonnées des maxima des trois courbes : 7,5-2,5-1, fournissent les durées relatives 0,68-0,23-0,09. Les abscisses de ces maxima se situant sensiblement à 12 h., 14 h., 14. h. 45; on obtient, dans le premier intervalle :

$$T = \frac{2 \text{ h.}}{0,46} \# 4 \text{ h. } 1/2 ;$$

dans le second :

$$T = \frac{0 \text{ h. } 45}{0,16} \# 4 \text{ h. } 1/2 .$$

Pour la seconde épidémie, les ordonnées des maxima correspondent aux durées relatives : 0,5-0,3-0,2; leurs abscisses à 19 h. 45, 21 h. 30, 22 h. 30; on obtient donc, dans le premier intervalle :

$$T = \frac{1 \text{ h. } 45}{0,4} \# 4 \text{ h. } 1/2 ;$$

dans le second :

$$T = \frac{1 \text{ h.}}{0,25} \# 4 \text{ h.}$$

La durée de division est donc voisine de 4 h. 1/2 à la température de 18°.

Quatrième expérience (t = 21°5). — Cette expérience fut faite le 5 août, à la température de 21°5. L'observation de 112 000 Urcéolaires, dont 985 représentaient un stade de division, est résumée dans les tableaux LVII et LVIII, d'où les courbes (fig. 39, *a* et *b*).

Les maxima des courbes rapportées à 1 000 individus sont bien déterminés pour la première épidémie; ils fournissent le calcul suivant de la durée de division : les ordonnées des maxima : 7,5-5-1,5, donnent les durées relatives : 0,54-0,35-0,11; leurs abscisses se situant sensiblement à 13 h. 30, 15 h., 15 h. 45; on obtient, dans le premier intervalle :

$$T = \frac{1 \text{ h. } 30}{0,45} \# 3 \text{ h. } 1/2 ;$$

dans le second :

$$T = \frac{0 \text{ h. } 45}{0,23} \# 3 \text{ h. } 1/4 ;$$

la durée de division est donc de l'ordre de 3 h.1/2 à 21°5.

La position des maxima des courbes relatives à la seconde épidémie est insuffisamment déterminée pour que l'on puisse calculer, à partir de ceux-ci, une durée de division; cependant l'allure des courbes montre que cette durée doit être sensiblement la même.

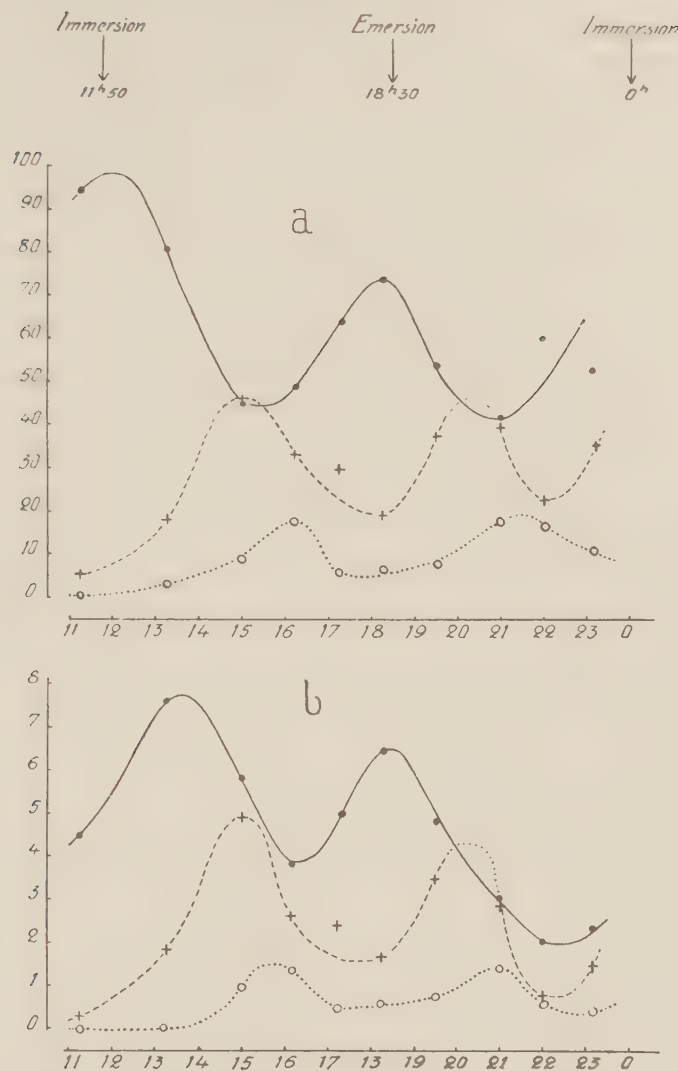


FIG. 39 ($t = 21^{\circ}5$). — Variation de A, B, $\frac{C}{2}$. — a : pour 100 divisions;
b : pour 1 000 individus. — A, — B, $\frac{C}{2}$.

CONCLUSION

Les résultats que nous venons d'obtenir permettent de préciser l'allure de la variation de la durée de division en fonction de la température.

TABLEAU RÉCAPITULATIF

Température	Durée de division	Température	Durée de division
11°	13 h. 1/2	15°	6 h.
13°25	9 h.	7°	25 h.
14°	8 h.	9°	17 h.
14°50	7 h. 1/2	18°	4 h. 1/2
14°75	7 h.	21°5	3 h. 1/2

Cet ensemble permet de construire la courbe (fig. 40).

On voit la rapidité avec laquelle diminue la durée de division quand la température croît : cette durée, de l'ordre de 25 h. ou plus, à 7°, s'abaissant jusqu'aux environs de 3 h. 1/2 à 22°. La courbe montre, en outre, que pour des températures comprises entre 9° et 15°, la variation semble sensiblement linéaire et, qu'entre ces limites, une augmentation de température de 1° correspond à une diminution de durée de l'ordre de 2 h. Au-dessus de 16°, la variation est moins rapide et la durée de division semble tendre vers

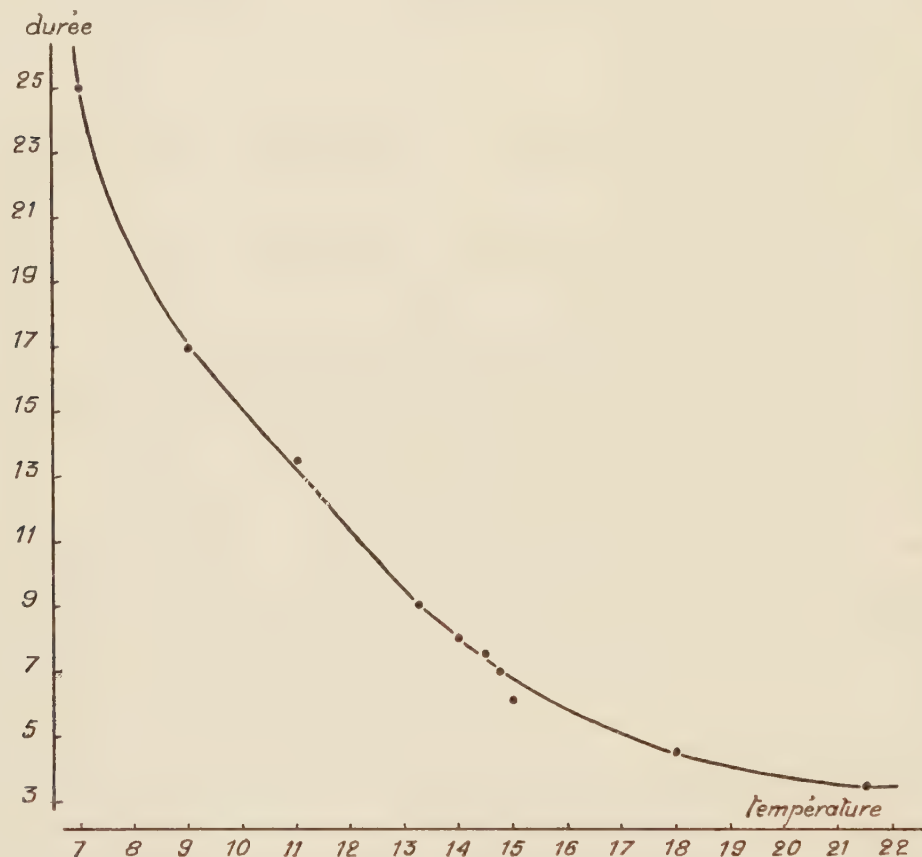


FIG. 40. — Variation de θ (durée de la division) en fonction de la température.

une limite voisine de 3 h.; au-dessous de 9°, au contraire, un faible abaissement de température entraîne un ralentissement considérable du phénomène et il semble exister une température limite, de l'ordre de +6°, pour laquelle l'évolution du phénomène est pratiquement arrêtée.

Si on représente graphiquement le phénomène en portant en ordonnées non plus les durées de division, mais les logarithmes de ces durées, exprimées en minutes, nous obtenons la droite (fig. 41) déduite du tableau LIX.

Cherchons l'équation de cette droite. La pente calculée, par exemple, entre les points correspondant à 18° et 9°, est :

$$a = \frac{2,431 - 3}{18 - 9} = -0,06.$$

Pour un point, par exemple, celui qui correspond à 9°, on a :

$$3 = -0,06. 9 + b,$$

d'où :

$$b = 3,55.$$

En représentant par θ la durée de division, l'équation de la droite est :

$$\log \theta = -0,06 t + 3,35,$$

ou, en logarithmes népériens :

$$L \theta = -0,14 t + 8,175,$$

d'où :

$$\theta \text{ minutes} = e^{-0,14 t + 8,175} = 3550 e^{-0,14 t}$$

Telle est la relation qui donne la durée de division de l'*Urceolaria patellæ* en fonction de la température (tout au moins pour les températures comprises entre 7° et 20°).

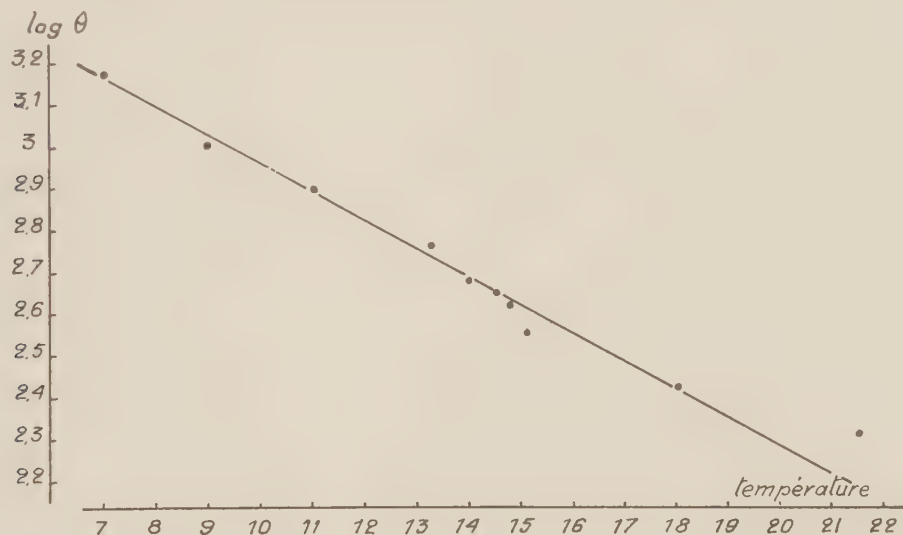


FIG. 41. — Variation de $\log \theta$ en fonction de la température.

Si les quatre expériences que nous venons d'exposer permettent de préciser l'ordre de grandeur de la durée de division à des températures extrêmes, elles font ressortir, de plus, une relation existant entre ces températures et l'instant où se produit l'épidémie de division.

Dans les expériences faites à basses températures, et pour lesquelles la durée de division, très longue, excède le temps qui s'écoule normalement entre deux épidémies consécutives, l'épidémie qui doit avoir normalement lieu au moment de la deuxième immersion semble retardée; elle commence peut-être à se produire, mais elle est alors masquée par l'épidémie précédente qui n'est pas encore terminée.

Au contraire, dans les expériences faites à température élevée, une seconde épidémie, d'ailleurs faible, a lieu avant l'heure à laquelle l'épidémie consécutive devrait normalement se produire : dans l'expérience faite à 18°, la seconde épidémie débute pendant l'immersion et son maximum se situe peu après l'émersion; dans l'expérience faite à 21°5, cette seconde petite épidémie anormale est encore plus précoce, son maximum se situant

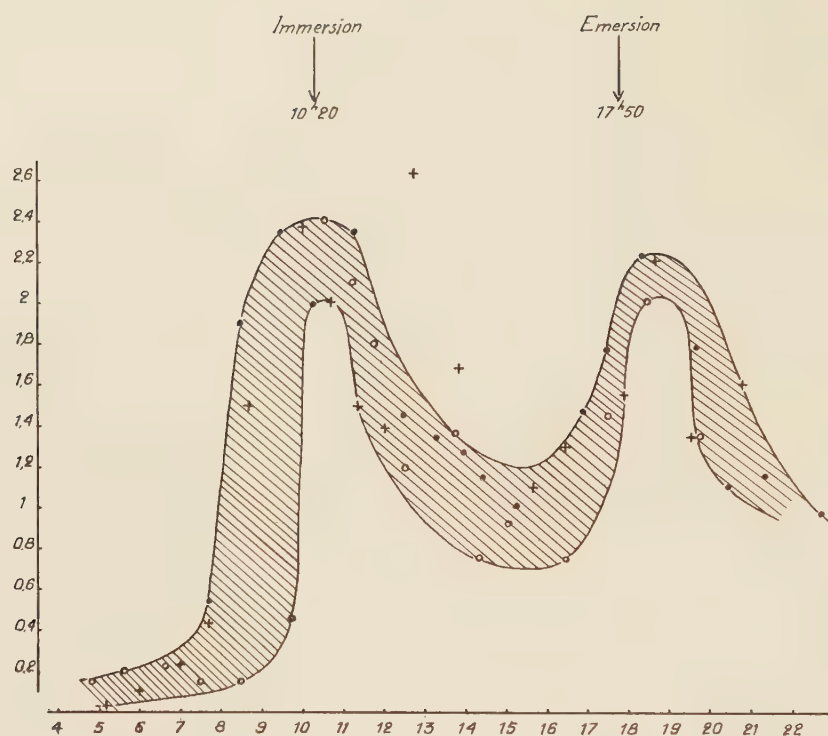


FIG. 42 ($t = 18^\circ$).
Variation
du nombre de divisions
qui débutent par heure
pour 1 000 individus

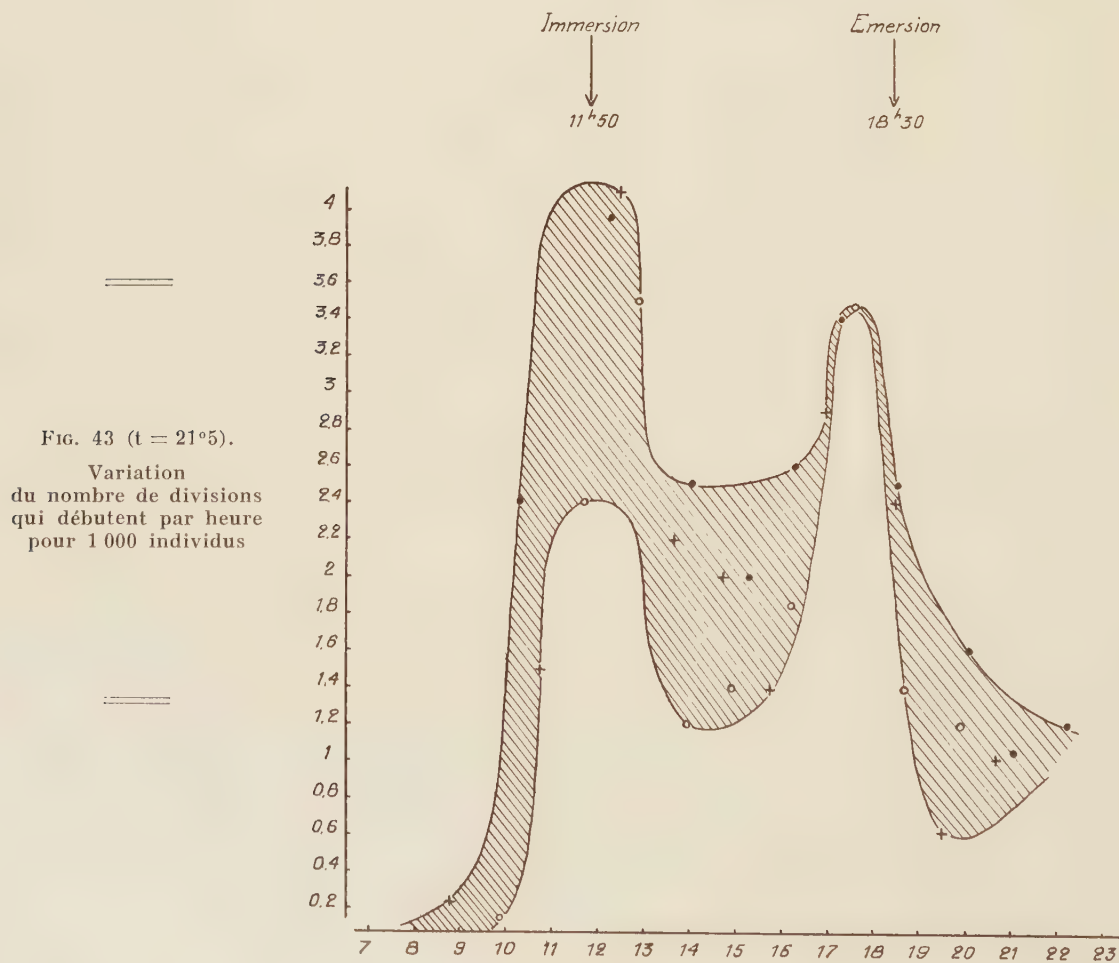


FIG. 43 ($t = 21^\circ$).
Variation
du nombre de divisions
qui débutent par heure
pour 1 000 individus

même avant l'émersion (1). Il semble en outre, dans cette dernière expérience, qu'une nouvelle épidémie se produise normalement au moment de la seconde immersion; dans ce cas, nous assisterions donc à deux épidémies normales se situant au moment des deux immersions consécutives et, en outre, à une troisième épidémie s'intercalant entre celles-ci.

En conclusion, nous voyons que, dans les conditions particulières de ces expériences (rappelons que nous ne faisons agir la température qu'après le déclenchement de la première épidémie normale, au moment où elle passait par son maximum), nous obtenons des décalages de l'instant auquel la seconde épidémie devrait normalement se produire, et il semble, pour une raison qui serait peut-être à rapprocher des phénomènes dits de « mémoire », que, dès qu'une épidémie est terminée, une autre puisse se produire, l'instant de celle-ci dépendrait de la durée de l'épidémie précédente. Il y aurait donc une influence de la durée de division et, par conséquent, de la température sur l'instant auquel les épidémies se produisent.

APPENDICE

PREMIÈRE EXPÉRIENCE ($t = 9^{\circ}$).

TABLEAU LI

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
9 h. 10	35 700	62	1	4
10 h. 20	20 500	97	2	1
11 h. 20	22 500	99	2	1
12 h. 10	20 100	102	4	1
13 h. 30	19 800	108	3	1
15 h.	23 300	139	11	2
16 h. 20	25 400	169	15	1
17 h. 30	18 000	115	8	1
18 h. 20	14 800	107	11	2
20 h. 20	22 800	148	38	1
21 h. 50	9 500	52	24	2
23 h.	25 500	140	56	4
0 h. 20	11 100	48	40	15
1 h. 30	28 100	120	83	23
2 h. 30	10 800	37	22	4

(1) Ces faits, que l'on voit apparaître sur les courbes figures 38 et 39, sont encore plus nets sur les courbes du nombre de divisions qui débutent par heure (fig. 42 et 43) construites d'après les valeurs de n consignées aux tableaux LX et LXI, déduites des tableaux LVI et LVIII.

TABLEAU LII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
9 h. 10	95,5	1,5	3	1,8	0,03	0,06
10 h. 20	97,5	2	0,5	4,7	0,1	0,02
11 h. 20	97,5	2	0,5	4,4	0,1	0,02
12 h. 10	96	3,5	0,5	5,1	0,2	0,02
13 h. 30	97	2,5	0,5	5,5	0,2	0,03
15 h.	92	7,5	0,5	6	0,5	0,04
16 h. 20	91,5	8	0,5	6,7	0,6	0,02
17 h. 30	93	6,5	0,5	6,4	0,5	0,03
18 h. 20	90	9	1	7,3	0,8	0,07
20 h. 20	79	20,5	0,5	6,5	1,7	0,02
21 h. 50	68	31	1	5,5	2,5	0,1
23 h.	71	28	1	5,5	2,2	0,08
0 h. 20	50	42	8	4,3	3,6	0,67
1 h. 30	56	38,5	5,5	4,3	3,9	0,41
2 h. 30	60,5	36	3,5	3,4	2	0,19

DEUXIÈME EXPÉRIENCE (t = 7°).

TABLEAU LIII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
11 h. 40	9 100	24	1	0
13 h. 40	22 000	91	3	0
15 h. 40	18 400	70	3	3
16 h. 50	25 100	137	11	9
17 h. 50	17 000	96	8	2
19 h. 55	13 000	70	7	2
21 h. 25	24 000	180	21	4
23 h. 25	22 000	102	22	0
0 h. 35	11 000	44	10	1

TABLEAU LIV

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
11 h. 40	96	4	0	2,6	0,11	0
13 h. 40	97	3	0	4,1	0,14	0
15 h. 40	94	4	2	3,8	0,16	0,08
16 h. 50	90	7	3	5,5	0,44	0,18
17 h. 50	91,5	7,5	1	5,6	0,47	0,06
19 h. 55	90	9	1	5,4	0,54	0,08
21 h. 25	89	10	1	7,5	0,88	0,08
23 h. 25	82	18	0	4,6	1	0
0 h. 35	81	18	1	4	0,9	0,05

TROISIÈME EXPÉRIENCE ($t = 18^{\circ}$).

TABLEAU LV

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
9 h. 10	35 600	62	1	4
10 h.	37 700	222	4	6
11 h.	29 200	210	7	5
11 h. 45	35 000	214	16	4
12 h. 45	23 500	170	37	3
14 h.	28 600	126	70	10
14 h. 45	48 500	198	100	94
15 h. 25	44 000	173	68	75
16 h.	30 500	107	44	44
16 h. 45	27 600	89	76	27
17 h. 55	42 500	141	75	47
18 h. 35	23 000	92	34	14
19 h. 20	34 000	169	62	25
20 h. 45	16 900	68	36	10
21 h. 30	26 500	68	80	68
22 h. 25	29 500	76	54	108
23 h. 45	14 700	18	23	36

TABLEAU LVI

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
9 h. 10	95,5	1,5	3	1,7	0,03	0,06
10 h.	97	1,7	1,3	5,9	0,11	0,08
11 h.	96	3	1	7,2	0,24	0,09
11 h. 45	92	7	1	6,1	0,46	0,06
12 h. 45	82	17,5	0,5	7,2	1,6	0,06
14 h.	62,5	35	2,5	4,4	2,46	0,18
14 h. 45	58	29	13	4,1	2,1	0,97
15 h. 25	62	25	13	3,9	1,55	0,85
16 h.	62	25,5	12,5	3,5	1,44	0,72
16 h. 45	50	42,5	7,5	3,2	2,75	0,49
17 h. 55	59	31	10	3,3	1,75	0,55
18 h. 35	69	26	5	4	1,48	0,3
19 h. 20	70	25	5	5	1,8	0,37
20 h. 45	62,5	33	4,5	4	2,1	0,3
21 h. 30	37	44	19	2,5	3	1,3
22 h. 25	42	29	29	2,6	1,83	1,83
23 h. 45	30	39	30	1,2	1,56	1,22

QUATRIÈME EXPÉRIENCE ($t = 21^{\circ}5$).

TABLEAU LVII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en division		
		Stade A	Stade B	Stade C
11 h. 15	7 600	34	2	0
13 h. 15	8 500	65	15	1
15 h.	8 000	38	39	15
16 h. 10	23 000	88	60	62
17 h. 15	13 500	67	32	13
18 h. 15	13 700	88	23	15
19 h. 30	15 400	74	53	22
21 h.	8 300	25	24	23
22 h.	6 600	13	5	7
23 h. 10	17 400	39	27	16

TABLEAU LVIII

Valeurs de A, B, $\frac{C}{2}$, rapportées à 100 divisions et à 1 000 individus.

Heure de fixation	Valeurs pour 100 divisions			Valeurs pour 1 000 individus		
	A	B	$\frac{C}{2}$	A	B	$\frac{C}{2}$
11 h. 15	94,5	5,5	0	4,5	0,26	0
13 h. 15	81	18,5	0,5	7,6	1,8	0,06
15 h.	45	46	9	4,8	4,9	0,94
16 h. 10	49	33,5	17,5	3,8	2,6	1,35
17 h. 15	64	30	6	5	2,4	0,48
18 h. 15	74	19,5	6,5	6,5	1,7	0,55
19 h. 30	54	38	8	4,8	3,5	0,72
21 h.	42	40	18	3	2,9	1,38
22 h.	60,5	23	16,5	2	0,76	0,53
23 h. 10	53	36	11	2,3	1,5	0,46

TABLEAU LIX

Température	Durée de division (0)	Log. 0
7°	1 500'	3,176
9°	1 020'	3,009
11°	810'	2,908
13°25	540'	2,732
14°	480'	2,681
14°50	450'	2,653
14°75	420'	2,623
15°	360'	2,556
18°	270'	2,431
21°50	210'	2,322

TABLEAU LX

(t = 18°).

Valeurs de n.

0	0 — 0,34 T	n	0 — 0,9 T	n	0 — 0,95 T	n
9 h. 10	7 h. 38	0,55	5 h. 10	0,03	4 h. 50	0,15
10 h.	8 h. 28	1,9	6 h.	0,11	5 h. 40	0,2
11 h.	9 h. 28	2,35	7 h.	0,23	6 h. 40	0,22
11 h. 45	10 h. 13	2	7 h. 40	0,44	7 h. 30	0,15
12 h. 45	11 h. 13	2,35	8 h. 40	1,5	8 h. 30	0,15
14 h.	12 h. 28	1,44	10 h.	2,38	9 h. 40	0,45
14 h. 45	13 h. 15	1,34	10 h. 40	2	10 h. 30	2,4
15 h. 25	13 h. 53	1,28	11 h. 20	1,49	11 h. 10	2,1
16 h.	14 h. 28	1,14	12 h.	1,39	11 h. 40	1,8
16 h. 45	15 h. 13	1,05	12 h. 40	2,64	12 h. 30	1,2
17 h. 55	16 h. 47	1,46	13 h. 50	1,68	13 h. 40	1,37
18 h. 35	17 h. 27	1,77	15 h. 39	1,1	14 h. 18	0,75
19 h. 20	18 h. 12	2,22	16 h. 24	1,3	15 h.	0,92
20 h. 45	19 h. 37	1,77	17 h. 49	1,55	16 h. 28	0,75
21 h. 30	20 h. 22	1,1	18 h. 34	2,2	17 h. 27	1,45
22 h. 25	21 h. 17	1,15	19 h. 29	1,35	18 h. 22	2,03
23 h. 45	22 h. 37	0,98	20 h. 49	1,6	19 h. 42	1,35

TABLEAU LXI

(t = 21°5).

Valeurs de n.

0	0 — 0,27 T	n	0 — 0,72 T	n	0 — 0,95 T	n
11 h. 15	10 h. 18	2,4	8 h. 45	0,22	7 h. 55	0
13 h. 15	12 h. 18	3,96	10 h. 45	1,5	9 h. 55	0,15
15 h.	14 h. 03	2,5	12 h. 30	4,1	11 h. 40	2,4
16 h. 10	15 h. 13	2	13 h. 40	2,2	12 h. 50	3,5
17 h. 15	16 h. 18	2,6	14 h. 45	2	13 h. 55	1,2
18 h. 15	17 h. 18	3,4	15 h. 45	1,4	14 h. 55	1,4
19 h. 30	18 h. 33	2,5	17 h.	2,9	16 h. 10	1,85
21 h.	20 h. 03	1,6	18 h. 30	2,4	17 h. 40	3,5
22 h.	21 h. 03	1,05	19 h. 30	0,63	18 h. 40	1,4
23 h. 10	22 h. 13	1,2	20 h. 40	1,25	19 h. 50	1,2

CHAPITRE V. — LA CONJUGAISON

La conjugaison chez les Urceolaires a été signalée par CAULLERY et MESNIL (1915) sur *Trichodina patellæ*, puis par ZICK (1928) chez *Urceolaria korschelti*. Ces auteurs reconnurent quelques stades qu'ils identifièrent bien comme devant appartenir à l'ensemble des phénomènes de la conjugaison, mais leurs indications restèrent fragmentaires.

DILLER (1928) décrivit chez une Trichodine qu'il ne détermine pas, trouvée sur la peau des Têtards de Grenouilles, un phénomène d'endoximie; il est possible que l'interprétation que donne cet auteur des figures qu'il observe soit bonne; notons seulement qu'elles peuvent également rentrer dans les stades terminaux de conjugaison.

CAVALLINI (1931) signala et décrivit chez *Trichodina pediculus* de l'hydre, un phénomène de bourgeonnement : il s'agit là, sans aucun doute, des premiers stades de conjugaison faussement interprétés.

Enfin, LAURA HUNTER COLWIN (1944) observa et décrivit divers stades de conjugaison chez l'*Urceolaria synaptæ* (?) du *Thione briareus*.

Vue d'ensemble des phénomènes nucléaires.

Nos premières observations nous avaient conduit aux résultats suivants, schématisés sur la figure 44.

La conjugaison est anisogame, le plus petit des deux gamètes étant finalement absorbé par le plus grand. Les phénomènes nucléaires sont fondamentalement identiques dans les deux conjugués. La difficulté de leur interprétation tient à plusieurs causes. En effet, on aboutit en principe, avant la copulation des pronuclei, et pour chacun des deux conjoints, à un stade à 6 noyaux, qui se réalise par deux mitoses successives du micronucleus initial, suivies par la mitose de deux des quatre noyaux ainsi formés. Mais : 1° la copulation des pronuclei peut s'effectuer à un stade antérieur, par exemple au stade à quatre noyaux (les deux dernières divisions, passage du stade quatre au stade six, ne sont donc pas une condition essentielle de la formation des pronuclei); 2° les divers noyaux frères, d'un stade quelconque, peuvent se diviser simultanément ou successivement; 3° il n'y a pas de synchronisme nécessaire entre le comportement nucléaire des deux conjoints. Il en résulte des aspects cytologiques extrêmement variés tenant au très grand nombre de combinaisons que permettent ces possibilités, et qui sont résumées sur la figure. Ces processus sont obscurs, au surplus, par le comportement du macronucleus qui, dès le début de la conjugaison, se résout en nombreux fragments qui ne dégénéreront que beaucoup plus tard.

Le microgamète est complètement absorbé par le macrogamète, et un des noyaux du premier (pronucleus ♂) vient s'accoler à un des noyaux (pronucleus ♀) du second. Tous les autres noyaux dégénéreront progressivement. L'amphicaryon réalisé donne naissance, par trois mitoses successives, à huit noyaux. L'un d'entre eux est destiné à fournir le nouveau matériel micronucléaire, les sept autres reconstituent le macronucleus. Dans certains cas, le futur micronucleus se divise et cette mitose s'accompagne de la division de l'Infusoire; des deux Infusoires fils, l'un emportera alors, en plus du nouveau micronucleus, trois noyaux, l'autre quatre, qui, dans les deux individus fils, reconstitueront le macronucleus.

Tel est le schéma du phénomène que l'ensemble de nos premières observations (1936) nous avait permis de dégager. Nous avons pu depuis en préciser certains points.

Accolement des gamètes.

Avant l'accrolement des gamètes, sur nos préparations, aucun caractère nucléaire ne permet de les distinguer.

L'accrolement du microgamète sur le macrogamète se fait latéralement en un endroit qui semble quelconque; cette disposition fait que, dans la majorité des cas, sur les prépa-

rations, le macrogamète se présente ventralement, son appareil de fixation demeuré libre le faisant adhérer à la lamelle sur laquelle a été fait le frottis, le microgamète se présente de profil.

Les auteurs, en particulier CAULLERY et MESNIL, qui avaient observé quelques stades du phénomène, avaient signalé la conjugaison comme étant anisogame et réduite à une

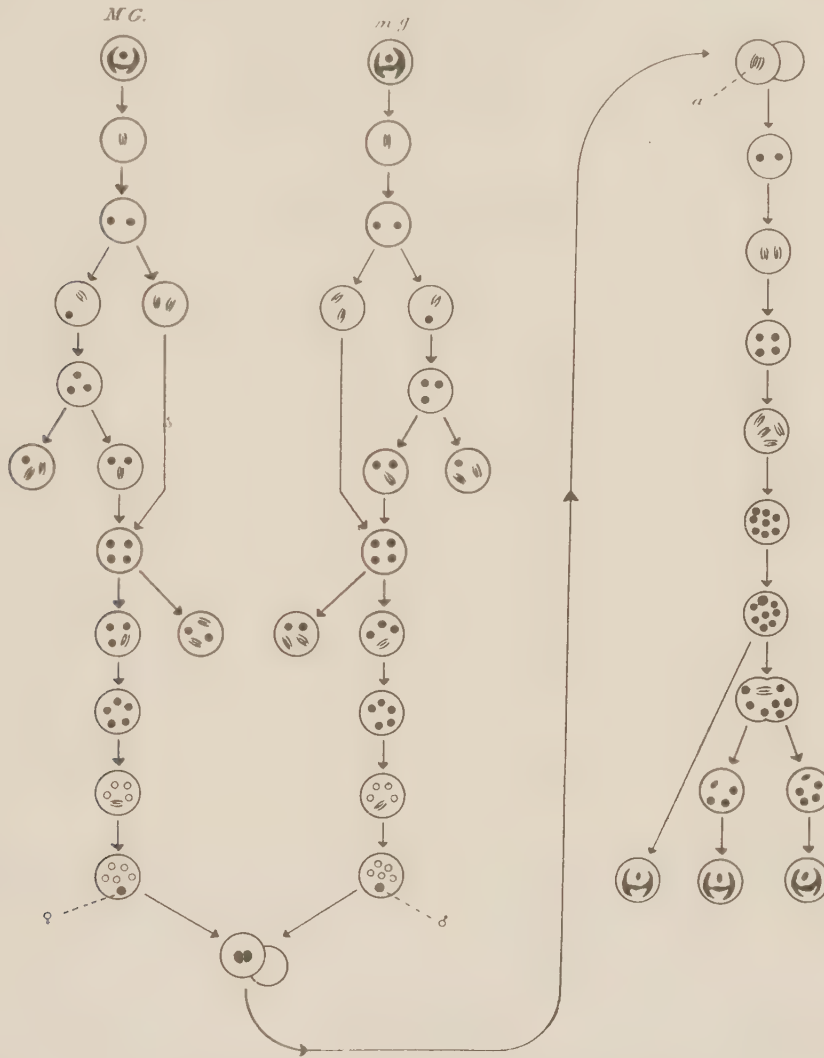


FIG. 44. — Schéma des phénomènes nucléaires de la conjugaison. Les flèches montrent les diverses possibilités du cycle évolutif. MG : macrogamète; mg : microgamète. Les mitoses sont indiquées par des fuseaux, les noyaux en dégénérescence par des cercles clairs, les autres par des cercles noirs. Le macronucleus n'est indiqué qu'au stade initial et terminal.

différence de taille; cette différence est en réalité variable, assez faible, elle n'excède pas la différence pouvant exister entre deux *Urceolaria patellæ* quelconques et, dans certains cas, d'ailleurs rares, il peut y avoir égalité de taille des deux conjoints. La différence de taille est en apparence accentuée à cause de l'impression produite par la disposition des

gamètes, ceux-ci ayant conservé la forme normale de l'Infusoire, mais se présentant : l'un de face, l'autre de profil.

La première modification nucléaire apparaissant est une augmentation de volume des micronuclei chez les deux conjoints ; ils deviennent sensiblement sphériques, atteignent une taille considérable et prennent une structure finement granuleuse ; parallèlement, les macronuclei se fragmentent curieusement en formes rubanées (pl. III, fig. 1 et 2).

Les micronuclei diminuent de volume, deviennent plus homogènes et prennent une structure filamenteuse (pl. III, fig. 3 et 4). Pendant ce temps, le macronucleus a continué son évolution, les formes rubanées précédentes se sont fragmentées en de nombreuses petites masses granuleuses plus ou moins sphériques qui subsisteront très longtemps dans le protoplasme.

Les micronucléi ayant pris une structure filamenteuse subissent une nouvelle augmentation de volume (pl. III, fig. 5) et apparaissent alors formés d'un très grand nombre de

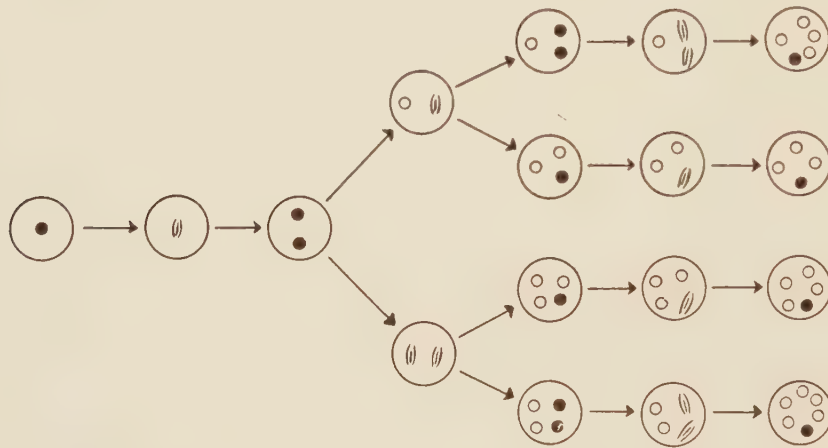


FIG. 45. — Formation du pronucleus. (I) mitose, o noyau en dégénérescence.

fibres chromatiques ; sur celles-ci, la chromatine émigrant vers les pôles, une zone claire apparaît (pl. III, fig. 6) ; les deux noyaux ayant ainsi pris naissance s'éloignent l'un de l'autre, réunis encore par de fins filaments qui disparaissent rapidement (pl. III, fig. 7, et pl. IV, fig. 8 et 9).

Jusqu'à ce stade, le comportement des noyaux dans les deux gamètes est le même et généralement synchrone. L'évolution suivante, aboutissant à la formation des pronucléi, va alors se dérouler dans chacun des gamètes :

Des deux noyaux qui ont pris naissance, le premier se divise, le second, ou bien diminue de taille et dégénère, ou bien se divise, et donne naissance à deux noyaux qui dégénèrent ; on obtient ainsi un stade à trois ou quatre noyaux. Les produits de division du premier noyau se comportent de même et l'on aboutit à un stade à quatre, cinq ou six noyaux (cette évolution est schématisée fig. 45). Très exceptionnellement, une nouvelle division de certains de ceux-ci serait possible.

Après cette évolution, se produira la copulation des pronucléi qui semble d'ailleurs déjà possible au stade précédent. Toutes ces divisions se font par des mitoses analogues à celle décrite lors de l'étude de la division des Urcéolaires.

Remarquons ici que la dégénérescence des noyaux est très rapide, ils prennent une structure homogène, diminuent rapidement de volume et finissent par se confondre avec les fragments qui proviennent du macronucleus. Les noyaux qui continuent à se diviser, même entre deux mitoses, conservent une structure filamenteuse.

A partir des premières transformations dont le micronucleus est le siège, il n'y a pas de synchronisme nécessaire dans le comportement nucléaire des deux gamètes; d'autre part, à l'intérieur de chacun des gamètes, les mitoses des divers micronuclei peuvent être simultanées ou successives. Il en résulte une quantité d'aspects différents, dus à toutes les combinaisons possibles. Nous nous sommes bornés à n'en figurer que quelques-uns (pl. IV, fig. 10, 11, 12 et 13).

Passage du contenu du microgamète dans le macrogamète.

Le passage du contenu du microgamète dans le macrogamète se fait par un orifice se créant par rupture dans la partie limitée par l'appareil de fixation du microgamète; cet orifice, d'abord étroit, permet déjà le passage d'éléments nucléaires qui, comprimés au passage, prennent des formes étirées, puis va en s'élargissant.

Cette rupture se fait à un instant quelconque entre la première mitose et la fin de l'évolution décrite précédemment, elle se fait cependant généralement vers les stades à trois ou quatre noyaux par gamète. Les figures 14 et 15, pl. IV, montrent le passage du contenu du microgamète dans le macrogamète : sur la première, ce passage se fait au stade à deux noyaux; sur la seconde, à un stade postérieur.

Le futur pronucleus ♂ passe ainsi dans le macrogamète. Le microgamète se vide lentement et prend l'aspect d'une petite vésicule dans laquelle subsiste encore des éléments nucléaires en dégénérescence.

Copulation des pronuclei.

Après le passage de la plus grande partie du contenu du microgamète dans le macrogamète, les deux pronuclei augmentent de volume et se rapprochent l'un de l'autre (pl. V, fig. 16 et 17). Généralement, à ce stade, les pronuclei sont les seuls produits d'origine micronucléaire qui subsistent, les autres éléments ont dégénéré et, dans la plupart des cas, se confondent avec les petits fragments d'origine macronucléaire.

Nous avons rencontré à ce stade quelques individus dont les pronuclei présentent une structure particulière, les filaments du fuseau s'étant accolés en plusieurs groupes formant cordon (fig. 18, pl. V), sur cette figure, un des pronucléi a son axe dans le plan de la figure, l'autre perpendiculairement; les figures 19 et 20, pl. V, montrent la structure des pronuclei du même individu, vu de face (fig. 19) et de profil (fig. 20). Nous n'avons rencontré que peu de cas de cette structure particulière des pronuclei, et nous ignorons s'il s'agit bien d'une phase constante, correspondant à une évolution réelle, ou seulement d'un artefact. Signalons en outre que nous avons rencontré, d'ailleurs très exceptionnellement, des noyaux autres que des pronuclei qui présentaient un aspect analogue, alors que les gamètes étaient à un tout autre stade de leur évolution.

Quoi qu'il en soit, les deux pronuclei, une fois rapprochés l'un de l'autre, vont se

fusionner. Nous n'avons malheureusement rencontré que de très rares figures de la copulation (sur les frottis faits en 1938-1939, nous n'avons rencontré qu'une trentaine d'individus dont les pronuclei étaient fusionnés sur environ 4 400 stades de conjugaison, provenant de l'examen de plus d'un million et demi d'Urcéolaires; sur ces 30 individus eux-mêmes, 4 ou 5 seulement avaient leurs pronuclei au début de leur fusion) : il s'agit donc certainement là d'un stade dont la durée est relativement courte. Les figures 21, 22 et 23, pl. V, représentent trois individus à ce stade, la figure 23 représente, de plus, le cas exceptionnel d'un individu chez lequel de nombreux fragments d'origine micronucléaire n'ont pas encore dégénéré et dont certains sont encore capables de se diviser.

Division de l'amphicaryon.

L'amphicaryon réalisé prend la forme filamenteuse et se divise par une mitose analogue à celles observées jusqu'ici (pl. VI, fig. 24); les deux noyaux qui ont ainsi pris naissance augmentent de volume et se divisent à leur tour donnant un stade à quatre noyaux (pl. VI, fig. 25 et 26) qui, par une nouvelle division de chacun de ceux-ci, aboutit à un stade à huit noyaux (pl. VI, fig. 27 et 28).

Vers le début de ce stade à huit noyaux, se produit généralement la perte de la petite vésicule représentant l'ancien microgamète; cette perte peut déjà se produire, mais exceptionnellement, au stade à quatre noyaux, plus fréquemment à un stade ultérieur. Elle présente, peu avant sa chute, un aspect flétri.

Les huit noyaux qui ont pris naissance, à la suite des trois mitoses successives de l'amphicaryon, vont alors, en fin d'évolution, reconstituer l'appareil nucléaire de l'Infusoire par un processus qui est généralement le suivant :

Les huit noyaux restent pendant quelque temps filamenteux, puis augmentent de volume; les filaments présentent alors une structure granuleuse qui va en s'accroissant (l'aspect granuleux est encore accentué par le fait que, sur les frottis, les noyaux sont souvent orientés perpendiculairement au champ optique). Le futur micronucleus commence, dans la plupart des cas, à pouvoir s'identifier à ce stade; il prend, en effet, plus rapidement que les autres l'aspect homogène et varie moins de volume. Les sept autres noyaux vont alors reconstituer le macronucleus. Quelques variantes de ce processus seront examinées plus loin.

Reconstitution de l'appareil nucléaire définitif.

Autour de chacun de ces sept noyaux, à l'intérieur des vacuoles qui les contiennent, on voit apparaître une fine auréole formée par de la chromatine diffusant de chacune des masses nucléaires (pl. VI, fig. 29); le phénomène s'accroît et la chromatine ainsi diffusée va bientôt remplir toute la vacuole dont les contours disparaissent. Les sept masses de chromatine diffuse s'étendant dans le protoplasme contiennent chacune, à l'état de petit granule, le noyau qui leur donne naissance et quelquefois un certain nombre d'autres fragments; ces derniers sont peut-être quelques-uns des multiples fragments nucléaires en dégénérescence qui subsistent encore dans la cellule et qui se trouvent

englobés dans le brouillard chromatique (pl. VI, fig. 30 et 31). Chacun de ces ensembles reconstitue une partie du macronucleus; généralement, deux ou trois de ceux qui se trouvent situés le plus au centre de l'Infusoire reconstituent la partie centrale, deux ou trois des autres reconstituent chacune des branches.

Pendant ce temps et vers la fin du stade à huit noyaux homogènes, le futur micronucleus se colore d'une façon un peu particulière et prend une structure souvent vacuolisée, puis il prend sa forme et sa structure normale définitive.

Les nombreux fragments nucléaires en dégénérescence, toujours présents dans le protoplasme, subsisteront encore longtemps après l'évolution que nous venons de décrire.

Division de l'Infusoire.

L'appareil nucléaire normal ayant été reconstitué, l'Infusoire va se diviser. Les premières divisions sont généralement aberrantes, le macronucleus se rétractant suivant plusieurs masses au lieu d'une seule. La figure 32, pl. VII, montre un individu au stade B de division, chez lequel le macronucleus s'est rétracté suivant trois masses. La figure 33, pl. VII, représente un individu au même stade, mais chez lequel la rétraction a été normale; la présence dans le protoplasme des fragments nucléaires en dégénérescence montre bien qu'il s'agit encore là d'une des premières divisions faisant suite à la conjugaison.

Ces aberrances indiquent que les différentes parties du macronucleus, nées chacune par le processus qui nous avons indiqué précédemment, ne sont pas encore complètement soudées entre elles au moment où se produit le premier phénomène nucléaire de division.

Ces aberrances sont en tout point comparables à celles déjà décrites (voir p. 139) et qui avaient également pour origine l'existence de zones fragiles dans certaines parties du macronucleus, mais dues alors à une modification du milieu brachial, en relation avec l'émersion prolongée à laquelle les Patelles avaient été soumises. Nous observons donc, dans deux cas complètement différents, les mêmes aberrances, dues chaque fois à la fragilité de certaines parties du macronucleus, mais provoquées par deux phénomènes différents.

Cas particuliers.

Dans certains cas, la division de l'Infusoire peut se produire dès le stade à huit noyaux et peut être ou non précédée de la division de ceux-ci, suivant qu'ils se trouvent à telle ou telle phase de leur évolution.

1° LA DIVISION DE L'INFUSOIRE EST PRÉCÉDÉE DE LA DIVISION DES NOYAUX. — Au début du stade à huit noyaux, lorsque ceux-ci ont encore leur structure filamenteuse, ils peuvent être le siège d'une nouvelle mitose. Ces divisions peuvent être successives ou simultanées pour les divers noyaux, d'où une grande diversité d'aspect. La figure 34, pl. VII, montre un de ces cas, toutes les phases de la mitose s'y trouvent représentées. Sur la figure 35, pl. VII, les mitoses sont terminées, il en résulte un stade à seize noyaux.

Dans certains cas, tout à fait exceptionnels, il semble que, des seize noyaux qui ont ainsi pris naissance, certains soient encore capables de subir une nouvelle mitose. La scission du corps de l'Infusoire n'est pas simultanée à ces mitoses, mais se produira probablement un peu plus tard. Malgré la quantité énorme d'individus examinés, nous n'avons pas rencontré d'exemple de cette scission; nous ne pouvons d'ailleurs nous en étonner, car, d'une part, on se trouve déjà là dans un cas d'évolution particulièrement rare, et que, d'autre part, comme nous le verrons, les durées de division sont certainement très courtes par rapport aux durées de ces stades de conjugaison. Bien que nous ne l'ayons observé, il y a cependant tout lieu de penser que la division de l'Infusoire doit bien se produire à ce moment; nous n'avons en effet jamais rencontré de stades de reconstitution de l'appareil nucléaire à partir de seize noyaux, alors que la probabilité de rencontrer de tels individus est sensiblement la même que celle de rencontrer des stades à seize noyaux, car, ainsi que nous le verrons, la durée du stade de reconstitution nucléaire est du même ordre de grandeur que celle du stade précédent; enfin, nous avons rencontré des cas de reconstitution du macronucleus par un nombre de fragments supérieur ou inférieur à sept, dont l'origine doit certainement être recherchée parfois dans une répartition inégale des seize fragments, au moment de la scission du corps de l'Infusoire.

2° SEULE LA MITOSE DU FUTUR MICRONUCLEUS PRÉCÈDE LA DIVISION DE L'INFUSOIRE.

— Dès que les sept noyaux ont pris leur structure homogène et qu'ils commencent à diffuser dans le cytoplasme, la chromatine qui constituera le macronucleus, ils sont incapables de se diviser; seul, à ce moment, le futur micronucleus peut subir une mitose; celle-ci est suivie de la division de l'Infusoire. Chacun des individus fils emportera alors, en plus de son micronucleus, trois ou quatre noyaux qui, à eux seuls, reconstitueront le macronucleus.

La figure 36, pl. VII, montre deux Infusoires frères qui viennent de se séparer, emportant chacun leur micronucleus et l'un trois, l'autre quatre fragments nucléaires; ceux-ci ont déjà commencé leur évolution reconstructrice.

Ce cas particulier se produit plus fréquemment que le précédent.

Signalons, enfin, une cause d'ailleurs exceptionnelle, très différente des précédentes, pouvant également conduire à la reconstitution du macronucleus à partir d'un nombre de fragments inférieur à sept :

Au début du stade à huit noyaux, il peut arriver, par suite des mouvements cytoplasmiques dans le macrogamète, que des éléments nucléaires contenus dans celui-ci pénètrent dans la petite vésicule, vestige du microgamète, qui subsiste encore généralement à cette phase. Au moment de sa chute, peut-être d'ailleurs aidée par ce reflux, la vésicule emporte les éléments qui y ont pénétré. Nous avons ainsi observé plusieurs cas dans lesquels le microgamète entraînait avec lui un des sept fragments qui aurait dû, normalement, participer à la reconstitution du macronucleus.

En résumé, la reconstitution du macronucleus, dans le cas général, se fait à partir de sept fragments, et la division de l'Infusoire ne se produit que lorsque celui-ci est plus ou moins parfaitement reconstitué. Dans les deux cas particuliers que nous venons de voir, cette division est précoce et peut être précédée de la division des huit noyaux ou du futur micronucleus seul, le macronucleus sera alors reconstitué par un nombre aberrant de fragments.

Conjugaisons à plusieurs microgamètes.

Nous avons rencontré des cas où plusieurs microgamètes, deux ou même parfois trois, intervenaient dans la conjugaison; ces cas sont rares; ainsi, dans les observations faites du 29 mai au 2 juin 1939, pendant une période de conjugaison particulièrement active, sur 4 940 stades de conjugaisons observés (qui, rappelons-le, provenaient de l'examen de 464 000 individus), 24 présentaient 2 microgamètes et 1 seul en présentait 3. Au cours de toutes nos observations, nous avons observé un total de 42 individus à 2 microgamètes et de 4 à 3.

Dans ce phénomène exceptionnel, il apparaît, tout d'abord, que l'accolement du deuxième, et éventuellement troisième microgamète sur le macrogamète, peut se faire à un instant quelconque de l'évolution de ce dernier. En effet, nous trouvons des cas où tous les gamètes sont sensiblement au même stade; d'autres, au contraire, où sur un couple en évolution normale, plus ou moins avancée, un autre microgamète ne se trouve qu'au début de son évolution. Ceci pourrait également s'expliquer par une grande irrégularité de la durée d'évolution du matériel nucléaire des microgamètes, mais cette hypothèse, d'après toutes nos observations, ne semble pas vraisemblable.

1° ACCOLEMENTS A PEU PRÈS SIMULTANÉS. — Dans le cas, qui semble le plus général, nous observons au début, dans chacun des gamètes, tous les stades de l'évolution normale précédemment décrite; le contenu des deux microgamètes se vide dans le macrogamète, mais alors, bien que nous n'ayons rencontré ici aucun stade correspondant à la formation de l'amphicaryon, l'examen des stades ultérieurs nous porte à penser que le pronucleus d'un seul des microgamètes intervient dans la formation de l'amphicaryon. Tous les éléments nucléaires ayant pour origine l'autre microgamète dégèrent lentement.

L'amphicaryon ainsi constitué, les stades ultérieurs se déroulent normalement.

Nous avons figuré (pl. VII et VIII, fig. 37 à 40) quelques-unes de ces conjugaisons à plusieurs microgamètes. Sur la figure 37, trois microgamètes se trouvent accolés au macrogamète, tous se trouvent au même stade précoce, les macronuclei viennent de se fragmenter, les micronuclei ont leur structure granuleuse caractéristique (à comparer avec les figures 3 et 4, pl. I).

Les figures 38, pl. VII, et 39, pl. VIII, conjugaisons à deux microgamètes, représentent des stades plus avancés. Sur l'une, on voit le passage des éléments nucléaires d'un des microgamètes (à comparer avec les figures de 9 à 15, pl. IV).

La figure 40, pl. VIII, correspond au stade caractéristique à huit noyaux (voir fig. 28, pl. VI). Nous trouvons bien ici les huit noyaux obtenus par les trois mitoses successives qui se produisent à partir de l'amphicaryon né de la copulation du pronucleus du macrogamète avec celui d'un des microgamètes; mais, de plus, nous observons la présence de six noyaux encore parfaitement identifiables provenant du second microgamète.

2° ACCOLEMENTS SUCCESSIFS. — Dans ce cas, sur le macrogamète de deux conjugués normaux et à un stade plus ou moins avancé de son évolution, un second et éventuellement troisième microgamète vient s'accoler.

La figure 41, pl. VIII, montre ainsi la formation d'un stade normal à huit noyaux, mais, sur le macrogamète est venu s'accoler un second microgamète ; celui-ci n'en est qu'au début de son évolution : le macronucleus vient de se fragmenter, le micronucleus subit sa première division.

L'évolution du matériel nucléaire à l'intérieur du microgamète supplémentaire est normale ; mais nous ignorons, ici, s'il y a passage ou non dans le macrogamète du contenu du microgamète supplémentaire.

La figure 42, pl. VII, montre une conjugaison chez laquelle il y a eu probablement un décalage notable entre l'instant de l'accolement des deux gamètes, et chez laquelle nous observons, d'une part, un couple normal dont le macrogamète présente les huit noyaux caractéristiques dus aux trois mitoses successives de l'amphicaryon obtenu par fusion des pronuclei, et, d'autre part, un second microgamète présentant aussi huit noyaux, mais qui doivent leur origine à trois mitoses successives de son micronucleus. Contrairement à tous les cas observés jusqu'ici, à un stade aussi avancé de l'évolution nucléaire d'un microgamète, il n'y a pas eu passage de son contenu dans le macrogamète. Nous ignorons si, exceptionnellement, ici, le décroissement peut se faire ultérieurement ; notons, cependant, qu'il est probable qu'il ne se produise pas.

Quoi qu'il en soit, les éléments nucléaires de ce microgamète ne jouent aucun rôle dans la constitution des noyaux du nouvel individu.

En conclusion, dans tous les cas observés, la présence d'un ou deux gamètes supplémentaires ne semble modifier en rien l'évolution normale des phénomènes nucléaires de la conjugaison tels que nous les avons déjà décrits, et lorsqu'il y a passage du contenu d'un microgamète supplémentaire dans le macrogamète, tous ses éléments nucléaires dégénèrent progressivement sans jouer aucun rôle dans la formation des nouveaux noyaux.

Variation saisonnière de l'abondance des conjugaisons.

Durée de la conjugaison.

PREMIÈRES OBSERVATIONS

Au cours de l'année 1934, nous avons aperçu l'enchaînement des divers stades de conjugaison de l'*Urceolaria patellæ*, par l'examen de frottis faits à Wimereux à différentes époques de l'année ; de plus, nous avons noté le nombre d'individus rencontrés à chaque stade de conjugaison, ainsi que le nombre total d'individus examinés à chacune des époques de fixation, pensant ainsi savoir si la conjugaison se produisait à une époque plutôt qu'à une autre. Les résultats trouvés figurent au tableau LXII. Dans ce tableau, comme dans l'exposé qui suivra, nous emploierons, pour simplifier la désignation des stades, la notation suivante :

Stade 1 : Depuis l'apparition des premiers phénomènes nucléaires dus à l'accolement des gamètes, jusqu'à la première division des micronuclei, inclusivement.

Stade 2 : Evolution du matériel nucléaire avec passage du contenu du microgamète dans le macrogamète, copulation des pronuclei, division des deux noyaux en résultant.

Stade 3 : Jusqu'à la division des quatre noyaux, inclusivement.

Stade 4 : Stade présentant les huit noyaux.

Stade 5 : Evolution des huit noyaux et reconstitution de l'individu normal.

TABLEAU LXII

Date	Nombre d'individus	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
23- 3 1934	600	0	0	0	0	0
29- 4 »	400	0	0	1	0	0
26- 7 »	4 000	1	0	1	1	11
27- 8 »	10 100	21	13	4	9	15
4-11 »	8 500	3	6	3	30	32
8-12 »	4 100	0	0	0	3	40
17- 1 1935	1 900	0	0	0	1	15
27- 2 »	2 800	0	0	0	0	5

Soient $t_1, t_2, t_3, \dots$ les durées respectives des stades; l'observation de 215 conjugaisons, se répartissant en 25 st. 1, 19 st. 2, 9 st. 3, 44 st. 4, 118 st. 5, fournit, entre leurs durées, les rapports suivants :

$$\frac{t_1}{25} = \frac{t_2}{19} = \frac{t_3}{9} = \frac{t_4}{44} = \frac{t_5}{118},$$

d'où : $t_2 = 0,76 t_1$; $t_3 = 0,36 t_1$; $t_4 = 1,75 t_1$; $t_5 = 4,7 t_1$.

Soit n_1 le nombre de conjugaisons observées au stade 1 sur 1 000 individus, un certain jour θ . Ces conjugaisons ont débuté entre les jours $\theta - t_1$ et θ . Le jour moyen de cet intervalle de temps est $T = \theta - \frac{t_1}{2}$. Si $f(T)$ est le nombre de conjugaisons qui débutent pour 1 000 individus durant le jour T , nous avons sensiblement :

$$n_1 = t_1 f(T) = t_1 f\left(\theta - \frac{t_1}{2}\right).$$

Si n_2 est le nombre de conjugaisons observées au stade 2 sur 1 000 individus le jour θ , ces conjugaisons ont débuté entre les jours :

$$\theta - t_1 - t_2 \text{ et } \theta - t_1.$$

Le jour moyen T de cet intervalle de temps est :

$$\theta - t_1 - \frac{t_2}{2},$$

et on a :

$$n_2 = t_2 f\left(\theta - t_1 - \frac{t_2}{2}\right),$$

et ainsi de suite.

D'où les valeurs respectives de T pour les différents stades :

$$1^{\text{er}} \text{ stade : } T = \theta - \frac{t_1}{2} = \theta - 0,5 t_1.$$

$$2^{\text{e}} \text{ stade : } T = \theta - t_1 - \frac{t_2}{2} = \theta - 1,38 t_1.$$

$$3^{\text{e}} \text{ stade : } T = \theta - t_1 - t_2 - \frac{t_3}{2} = \theta - 1,94 t_1.$$

$$4^{\text{e}} \text{ stade : } T = \theta - t_1 - t_2 - t_3 - \frac{t_4}{2} = \theta - 2,99 t_1.$$

$$5^{\text{e}} \text{ stade : } T = \theta - t_1 - t_2 - t_3 - t_4 - \frac{t_5}{2} = \theta - 6,23 t_1.$$

Choissant comme origine des temps le 23 mars, les différentes époques de fixation se situent ainsi :

23 mars : $\theta = 0$.	29 avril : $\theta = 37$.	26 juillet : $\theta = 125$.
27 août : $\theta = 157$.	4 novembre : $\theta = 226$.	8 décembre : $\theta = 260$.
17 janvier : $\theta = 300$.	27 février : $\theta = 341$.	

Prenons, par exemple, les nombres du 4 novembre ($\theta = 226$), nous avons :

$$n_1 = t_1 f(226 - 0,5 t_1) = \frac{\text{nombre d'individus au stade 1}}{\text{milliers d'individus observés}} = \frac{3}{8,5} = 0,35.$$

De même :

$$n_2 = t_2 f(226 - 1,38 t_1) = \frac{\text{nombre d'individus au stade 2}}{\text{milliers d'individus observés}} = \frac{6}{8,5} = 0,70.$$

Or, nous avons vu que :

$$t_2 = 0,76 t_1,$$

d'où :

$$n_2 = 0,76 t_1 f(226 - 1,38 t_1) = 0,70 ;$$

donc :

$$t_1 f(226 - 1,38 t_1) = \frac{0,70}{0,76} = 0,92,$$

et ainsi de suite.

On obtient ainsi, de cette façon, à chaque époque de fixation et pour les différents stades, les valeurs suivantes de la fonction $n = t_1 f(T)$:

$$\theta = 125$$

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(125 - 0,5 t_1) = 0,25 \\ n &= t_1 f(125 - 1,9 t_1) = 0,7 \\ n &= t_1 f(125 - 3 t_1) = 0,14 \\ n &= t_1 f(125 - 6,2 t_1) = 0,58 \end{aligned}$$

$$\theta = 157$$

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(157 - 0,5 t_1) = 2,1 \\ n &= t_1 f(157 - 1,4 t_1) = 1,7 \\ n &= t_1 f(157 - 1,9 t_1) = 1,1 \\ n &= t_1 f(157 - 3 t_1) = 0,52 \\ n &= t_1 f(157 - 6,2 t_1) = 0,32 \end{aligned}$$

$$\theta = 226$$

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(226 - 0,5 t_1) = 0,35 \\ n &= t_1 f(226 - 1,4 t_1) = 0,92 \\ n &= t_1 f(226 - 1,9 t_1) = 0,97 \\ n &= t_1 f(226 - 3 t_1) = 2 \\ n &= t_1 f(226 - 6,2 t_1) = 0,8 \end{aligned}$$

$$\theta = 260$$

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(260 - 3 t_1) = 0,4 \\ n &= t_1 f(260 - 6,2 t_1) = 2,1 \end{aligned}$$

$$\theta = 300$$

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(300 - 3 t_1) = 0,3 \\ n &= t_1 f(300 - 6,2 t_1) = 1,7 \end{aligned}$$

$$\theta = 341$$

$$n = t_1 f(341 - 6,2 t_1) = 0,38$$

Les valeurs de n ainsi obtenues sont proportionnelles à $f(T)$. Traçons le graphique relatif à chaque expérience en portant en ordonnées les valeurs de n et en abscisses les valeurs de T , le temps 0 étant le jour θ de l'expérience et l'unité de longueur représentant t_1 (fig. 46).

Chaque expérience donne ainsi un élément de la courbe $n = t_1 f(T)$. La valeur de t_1 que nous cherchons est telle, que ces éléments doivent appartenir à une même courbe. Donc, pour déterminer t_1 il suffit de faire glisser les graphiques parallèlement à l'axe des temps de façon à superposer les éléments de courbe. On trouve ainsi pour réaliser cette superposition :

Un décalage d'environ 4 t ₁ pour les résultats d'août et de novembre				
»	»	2,5 t ₁	»	de novembre et décembre.
»	»	6,5 t ₁	»	d'août et décembre.
»	»	4 à 4,5 t ₁	»	de novembre et janvier.
»	»	1 à 1,5 t ₁	»	de décembre.

Le graphique de juillet ne peut guère nous donner de renseignement en raison de la dispersion des points.

Entre l'expérience d'août et celle de novembre, il s'est écoulé 69 jours et nous venons de voir que cette durée correspond à environ $4 t_1$, t_1 est donc de l'ordre de 17 jours. Les autres superpositions donnent les résultats suivants :

Novembre — décembre : 34 jours # $2,5 t_1$, d'où t_1 # 14 jours.

Août — décembre : 103 » # $6,5 t_1$, » t_1 # 16 »

Novembre — janvier : 74 » # $4,25 t_1$, » t_1 # 18 »

L'intervalle, décembre-janvier, de 40 jours, donne un résultat aberrant, la coïncidence des deux éléments de courbe se réalisant en effet pour un décalage de 1 à $1,5 t_1$, donnant à t_1 une valeur de 27 à 40 jours. Notons, d'une part, qu'ici, le peu de temps qui sépare les deux expériences consécutives peut entraîner une erreur relative importante dans l'évaluation de t_1 ; d'autre part, qu'à ces époques, le froid doit entraîner un ralentissement considérable du phénomène faisant que le t_1 calculé à partir de ces éléments de courbe ne correspond plus à la durée réelle

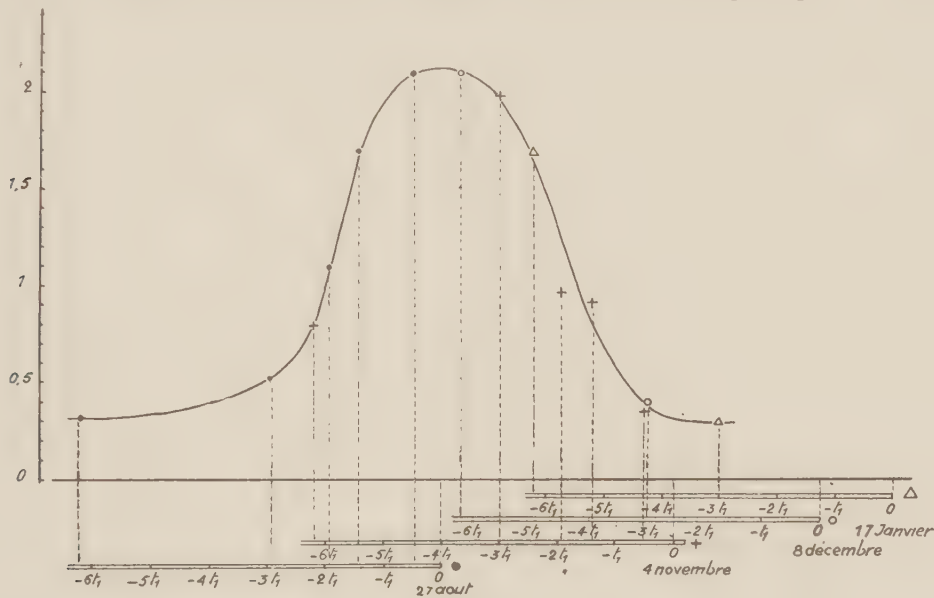


FIG. 46. — Observation de 1934. — Variation de $n = t f (T)$. Les points relatifs à chaque expérience (* août, + novembre, o décembre, Δ janvier) ont leurs abscisses prises sur les échelles correspondantes. En faisant glisser celles-ci parallèlement à elles-mêmes, nous avons réalisé la superposition des éléments de courbes déterminés par chaque expérience.

du premier stade qui s'est déroulé quelques mois plus tôt. Pour ces raisons, nous négligerons ce dernier résultat. En ne tenant compte que des résultats précédents, nous obtenons une durée moyenne de t_1 d'environ 15 jours.

Calculons les valeurs de T et de $f(T) = \frac{n}{t_1}$ en donnant à t_1 sa valeur moyenne, 15 jours, dans les équations précédentes :

	T	n	$f(T) = \frac{n}{t_1}$
$\theta = 125$			
$t_1 f (125 - 7,5) = 0,25$	118	0,25	0,017
$t_1 f (125 - 29) = 0,7$	96	0,7	0,047
$t_1 f (125 - 45) = 0,14$	80	0,14	0,009
$t_1 f (125 - 94) = 0,58$	31	0,58	0,039
$\theta = 157$			
$t_1 f (157 - 7,5) = 2,1$	150	2,1	0,14
$t_1 f (157 - 21) = 1,7$	136	1,7	0,11
$t_1 f (157 - 29) = 1,1$	128	1,1	0,073
$t_1 f (157 - 45) = 0,52$	112	0,52	0,035
$t_1 f (157 - 94) = 0,32$	63	0,32	0,021

$\theta = 226$				
$t_1 f (226 - 7,5) = 0,35$	220	0,35	0,023	
$t_1 f (226 - 21) = 0,92$	205	0,92	0,061	
$t_1 f (226 - 29) = 0,97$	197	0,97	0,065	
$t_1 f (226 - 45) = 2$	181	2	0,13	
$t_1 f (226 - 94) = 0,81$	132	0,81	0,054	
$\theta = 260$				
$t_1 f (260 - 45) = 0,4$	215	0,4	0,027	
$t_1 f (260 - 94) = 2,1$	166	2,1	0,14	
$\theta = 300$				
$t_1 f (300 - 45) = 0,3$	255	0,3	0,02	
$t_1 f (300 - 94) = 1,7$	206	1,7	0,11	
$\theta = 341$				
$t_1 f (341 - 45) = 0,38$	247	0,38	0,025	

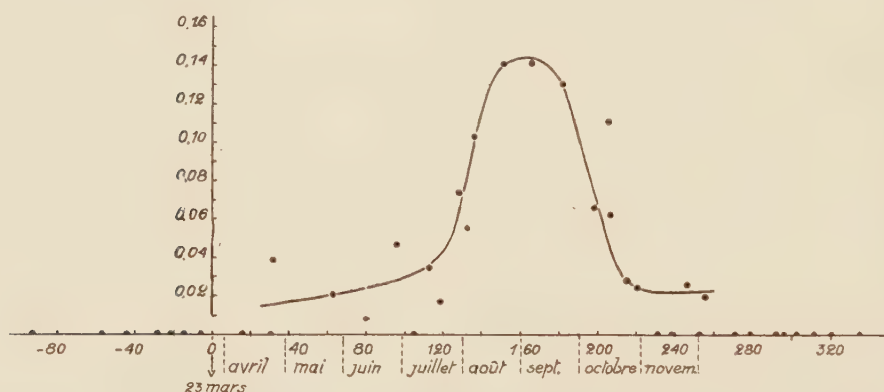


FIG. 47. — Observation de 1934. — Variation saisonnière du nombre de conjugaisons qui débutent par jour et pour 1 000 individus.

De plus, les résultats nuls correspondent aux abscisses suivantes :

— 94,	— 45,	— 29,	— 21,	— 7,5
— 57,	— 8,	16,	30	
104				
231,	239,	252		
271,	279,	292		
296,	312,	320,	333	

Ces résultats permettent de construire la courbe (fig. 47).

Les ordonnées de cette courbe donnent le nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus. Ce nombre garde une valeur très faible ou même nulle pendant la majeure partie de l'année, mais passe par un maximum, de l'ordre de 0,15, vers août-septembre. A cette époque, environ 15 conjugaisons débutent par jour pour 100 000 individus.

La durée des différents stades s'établit comme suit :

Stade 1 : 15 jours.	
» 2 : $0,76 \cdot 15 = 11$ jours.	
» 3 : $0,36 \cdot 15 = 5$ »	
» 4 : $1,75 \cdot 15 = 26$ »	
» 5 : $4,7 \cdot 15 = 70$ »	

La durée de l'ensemble du phénomène serait donc de l'ordre de quatre mois. Une restriction peut cependant être faite au sujet du stade 5; nous avons vu en effet, lors de la description de la conjugaison, qu'il était possible qu'une division se produise parfois

à ce stade, le nombre de stades 5 qu'il faudrait alors faire intervenir dans les calculs devrait donc être inférieur au nombre d'individus observés à ce stade, ce qui entraînerait une légère diminution de la durée trouvée.

En conclusion, la conjugaison semble être un phénomène saisonnier, ne se produisant qu'en été, vers septembre. Même à cette époque, le nombre de conjugaisons qui débutent par jour est peu élevé, de l'ordre de 15 p. 100 000. D'autre part, de sérieuses présomptions nous font penser qu'on se trouve en présence d'un phénomène de longue durée, de l'ordre de quatre mois. Nous verrons quelles objections peuvent être faites à cette dernière conclusion.

OBSERVATIONS ULTÉRIEURES

A différentes époques de l'année 1938, nous avons également fait un certain nombre de frottis qui fournirent les résultats suivants :

Tout d'abord, une observation, faite le 17 janvier, montre (ainsi que celle faite à la même époque dans le groupe précédent) un certain nombre de stades 5 et aucun autre stade ; on se trouve donc, là, en présence de l'extrême fin d'une épidémie antérieure.

Dans les observations du 26 mars, on note encore quelques rares stades 5 ; mais, à partir de l'expérience du mois de mai, de nombreux stades de conjugaison apparaissent ; leur répartition est résumée dans le tableau LXIII :

TABLEAU LXIII

Date	Nombre d'individus	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
25 mai	12 500	23	23	9	30	3
20 juin	31 000	22	29	22	165	67
3 août	37 600	1	1	2	14	42
20 octobre	83 300	33	15	12	134	134
10 décembre	9 600	0	0	0	9	12

Le calcul des rapports entre les durées des stades :

$$\frac{t_1}{79} - \frac{t_2}{68} - \frac{t_3}{45} - \frac{t_4}{343} - \frac{t_5}{258},$$

donne : $t_2 = 0,86 t_1$; $t_3 = 0,57 t_1$; $t_4 = 4,3 t_1$; $t_5 = 3,3 t_1$,

d'où les valeurs de T pour les différents stades :

$$\begin{aligned} \text{Stade 1 : } T &= 0 - 0,5 t_1 \\ \text{» 2 : } T &= 0 - 1,4 t_1 \\ \text{» 3 : } T &= 0 - 2,2 t_1 \\ \text{» 4 : } T &= 0 - 4,6 t_1 \\ \text{» 5 : } T &= 0 - 8,4 t_1 \end{aligned}$$

D'autre part, en prenant pour origine des temps le 17 janvier, les différentes époques de fixation se situent ainsi :

$$\begin{aligned} 17 \text{ janvier : } \theta &= 0 ; & 26 \text{ mars : } \theta &= 68 ; & 25 \text{ mai : } \theta &= 129 ; & 20 \text{ juin : } \theta &= 155 ; \\ 3 \text{ août : } \theta &= 199 ; & 20 \text{ octobre : } \theta &= 277 ; & 10 \text{ décembre : } \theta &= 328, \end{aligned}$$

d'où :

$$\theta = 129$$

$$n = t_1 f (129 - 0,5 t_1) = 1,84$$

$$n = t_1 f (129 - 1,4 t_1) = 2,14$$

$$n = t_1 f (129 - 2,2 t_1) = 1,24$$

$$n = t_1 f (129 - 4,6 t_1) = 0,55$$

$$n = t_1 f (129 - 8,4 t_1) = 0,07$$

$$\theta = 155$$

$$n = t_1 f (155 - 0,5 t_1) = 0,71$$

$$n = t_1 f (155 - 1,4 t_1) = 1,1$$

$$n = t_1 f (155 - 2,2 t_1) = 1,2$$

$$n = t_1 f (155 - 4,6 t_1) = 1,2$$

$$n = t_1 f (155 - 8,4 t_1) = 0,65$$

$$\theta = 199$$

$$n = t_1 f (199 - 2,2 t_1) = 0,09$$

$$n = t_1 f (199 - 4,6 t_1) = 0,09$$

$$n = t_1 f (199 - 8,4 t_1) = 0,34$$

$$\theta = 277$$

$$n = t_1 f (277 - 0,5 t_1) = 0,4$$

$$n = t_1 f (277 - 1,4 t_1) = 0,21$$

$$n = t_1 f (277 - 2,2 t_1) = 0,24$$

$$n = t_1 f (277 - 4,6 t_1) = 0,37$$

$$n = t_1 f (277 - 8,4 t_1) = 0,49$$

$$\theta = 328$$

$$n = t_1 f (328 - 8,4 t_1) = 0,38$$

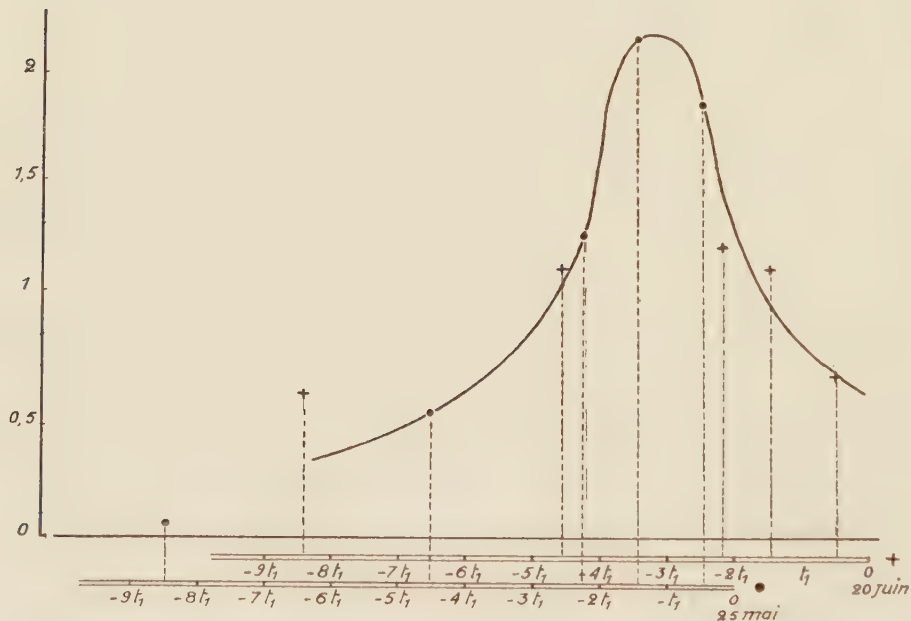


FIG. 48. — Détermination graphique de t_1 par la méthode de superposition, à partir des éléments de courbe obtenus dans les expériences de mai et de juin 1938.

Traçons, comme précédemment, le graphique relatif à chaque expérience et cherchons la valeur du décalage à donner aux abscisses pour obtenir la superposition des éléments de courbe (fig. 48).

Ici, seules les courbes relatives aux mois de mai et de juin sont bien déterminées et peuvent nous donner une indication. Nous trouvons que, pour réaliser leur superposition, il faut un

décalage de 2 à 2,5 t_1 , ce qui donne à t_1 une valeur de 10 à 13 jours, donc très voisine de celle trouvée précédemment (15 jours). Cette valeur de t_1 , permet de calculer la durée des autres stades; nous trouvons pour ceux-ci :

Stade 2 :	9 à 11 jours.
» 3 :	6 à 8 »
» 4 :	43 à 56 »
» 5 :	33 à 43 »

Soit, pour l'ensemble du phénomène, une durée de 3 à 4 mois, par conséquent du même ordre de grandeur que celle trouvée précédemment (quatre mois).

Calculons les valeurs de T et de f(t) en donnant à t_1 sa valeur moyenne, 11 jours 1/2 dans les équations précédentes; on trouve :

		T	n	$f(T) = \frac{n}{t_1}$
7	$\theta = 129$			
	$t_1 f (129 - 6) = 1,84$	123	1,84	0,16
	$t_1 f (129 - 16) = 2,14$	113	2,14	0,19
	$t_1 f (129 - 25) = 1,24$	104	1,24	0,11
	$t_1 f (129 - 53) = 0,55$	76	0,55	0,048
	$t_1 f (129 - 97) = 0,07$	32	0,07	0,006
	$\theta = 155$			
	$t_1 f (155 - 6) = 0,71$	149	0,71	0,062
	$t_1 f (155 - 16) = 1,1$	139	1,1	0,096
	$t_1 f (155 - 25) = 1,2$	130	1,2	0,105
	$t_1 f (155 - 53) = 1,2$	102	1,2	0,105
	$t_1 f (155 - 97) = 0,65$	58	0,65	0,057
	$\theta = 199$			
	$t_1 f (199 - 25) = 0,09$	174	0,09	0,008
	$t_1 f (199 - 53) = 0,09$	174	0,09	0,008
	$t_1 f (199 - 97) = 0,34$	102	0,34	0,03
	$\theta = 277$			
	$t_1 f (277 - 6) = 0,4$	271	0,4	0,035
	$t_1 f (277 - 16) = 0,21$	261	0,21	0,018
	$t_1 f (277 - 25) = 0,24$	252	0,24	0,021
	$t_1 f (277 - 53) = 0,37$	224	0,37	0,032
	$t_1 f (277 - 97) = 0,49$	180	0,49	0,043
	$\theta = 328$			
	$t_1 f (328 - 97) = 0,38$	231	0,38	0,033

De plus, la position des résultats nuls ou peu différents de 0 est la suivante :

183,	193,		
275,	303,	312,	322

d'où la courbe (fig. 49).

Cette courbe montre l'existence d'un net maximum correspondant à une épidémie de conjugaison se situant environ 120 jours après le 17 janvier, soit donc vers la fin mai; à cette époque, il y a environ 16 conjugaisons qui débutent par jour pour 100 000 individus.

Comparons ces résultats avec ceux obtenus au cours de l'année 1934.

Les courbes du nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus montrent que, pendant la majeure partie de l'année, ce nombre est très faible (0,01-0,02) ou peut être même nul à certaines époques; de plus, elles mettent en évidence l'existence d'épidémies de conjugaisons, au moment desquelles le nombre de conjugaisons qui débutent par jour atteint un maximum de l'ordre de 15 pour 100 000.

Dans la première série d'observations, une épidémie se produit en septembre; dans la seconde, en mai; il n'est d'ailleurs pas à exclure que, dans la première série d'observations, une épidémie se soit également produite au printemps, l'observation de juillet

1934 ne nous fournissant que des points basés sur des nombres trop faibles. De même, la seconde série d'observations n'exclut pas, bien au contraire, l'existence d'une épidémie de fin d'été, les conjugaisons observées en octobre se rapportant certainement à celle-ci et non à l'épidémie de printemps mise en évidence, dont les nombres obtenus en août se rapportent à l'extrême fin.

Dans les deux cas, nos observations tendent à prouver que le phénomène est de longue durée, de l'ordre de quatre mois. Nous essayerons, par d'autres méthodes, d'avoir confirmation de ce résultat.

En conclusion, la conjugaison est un phénomène très rare pendant la majeure partie de l'année, mais susceptible de présenter des épidémies. Même à ce moment,

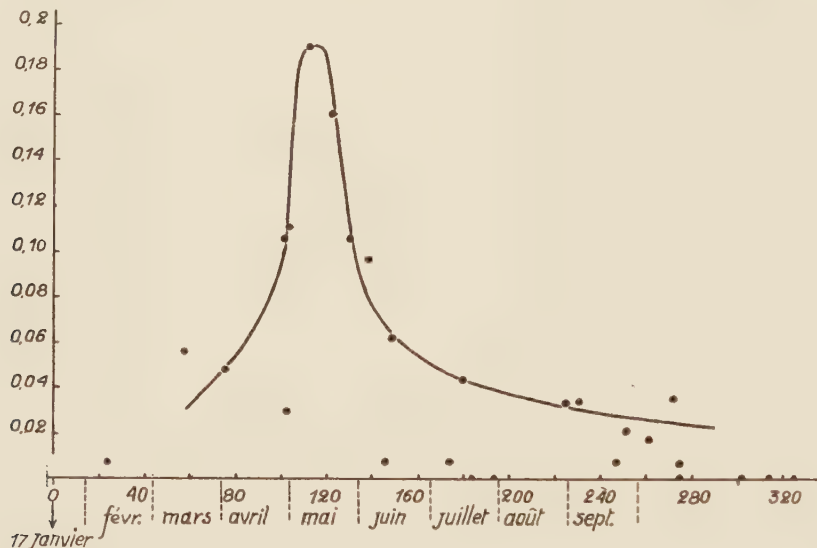


FIG. 49. — Observations de 1938. — Variation saisonnière du nombre de conjugaisons qui débutent par jour et pour 1 000 individus.

le nombre de conjugaisons qui se produisent par jour n'excède guère 15 p. 100 000. Les épidémies se produisent soit au printemps, soit en fin d'été, peut être même à ces deux époques. La durée du phénomène est de l'ordre de quatre mois.

REMARQUE 1. — Dans les deux séries d'observations que nous venons d'examiner, nous avons pris, pour établir les rapports entre les durées des stades, les nombres globaux de conjugaisons observées à chaque stade pour l'ensemble des expériences; or, les nombres d'individus observés aux différentes époques étant assez différents, il serait plus rationnel, pour l'établissement de ces rapports, de ramener, pour chaque époque, chaque stade de conjugaison au même nombre d'individus, par exemple à 1 000. Les résultats obtenus en tenant compte de cette remarque diffèrent peu des précédents; les courbes ne sont pas sensiblement modifiées, les valeurs des décalages à donner à celles-ci pour obtenir les superpositions sont donc les mêmes et l'on obtient pour t_1 la même durée. La seule différence sensible apparaît dans la durée des stades 4 et 5, les autres stades ne subissant pas de modification notable.

Dans la première série d'observations, on trouve alors, pour le stade 4, une durée de 33 jours contre 26 jours, précédemment (donc sensiblement la même durée); par contre, pour le stade 5, une durée de 150 jours contre 70.

Dans la seconde série d'observations, pour le stade 4 : 37 jours au lieu de 49, et pour le stade 5 : 25 jours au lieu de 38.

La durée totale se trouverait donc augmentée dans la première série d'observations, diminuée dans la seconde et ceci provenant uniquement des durées des deux derniers stades.

La différence entre les durées du stade 5, dans les deux séries d'observations, qui apparaît encore plus nettement ici, s'explique par le fait que, dans le premier cas, le stade 5 se déroule en hiver, donc à une température basse à laquelle l'évolution du phénomène doit être considérablement ralentie; dans le deuxième cas, au contraire, en été.

REMARQUE 2. — Nous avons employé, pour l'établissement des courbes, les rapports entre le nombre d'individus observés à chaque stade de conjugaison et les milliers d'individus observés; le fait que ces courbes se construisent indique qu'il y a proportionnalité entre le nombre de conjugaisons et le nombre d'individus; autrement dit, que d'un lot de Patelles à l'autre, le nombre de conjugaisons observées sur 1 000 Urceolaires, à un instant donné, peut être considéré comme constant. C'est là un fait que nous avons signalé à propos des divisions et qui nous permet alors de construire des courbes dans lesquelles intervenait comme ici, le nombre d'individus observés.

Si, au lieu de faire intervenir ici le rapport :

$$\frac{\text{nombre d'individus à un certain stade}}{\text{milliers d'individus observés}},$$

nous prenons le rapport :

$$\frac{\text{nombre d'individus observés à un certain stade}}{\text{nombre de conjugaisons observées}},$$

nous avons encore bien des courbes qui traduisent l'épidémie de conjugaison. Ces courbes éliminant l'erreur due au fait qu'il n'y a pas, d'un lot de Patelles à l'autre, proportionnalité parfaite entre le nombre de conjugaisons et le nombre d'individus, se construisent encore mieux que les précédentes et ne modifient pas les résultats obtenus. Il en sera de même dans les expériences qui suivront.

*
**

On vient de voir, par l'étude de nombres globaux résultant d'observations faites à différentes époques de l'année, que la conjugaison est un phénomène présentant des épidémies saisonnières et que celui-ci est très probablement de longue durée. L'objection peut être faite que les différents éléments de courbe mensuelle appartiendraient à des épidémies différentes; les durées trouvées seraient alors beaucoup trop fortes et l'ordre de grandeur du phénomène s'exprimerait par quelques jours, au lieu de quelques mois. Le fait, cependant, que les valeurs de t_1 permettant la juxtaposition des courbes successives sont voisines, et que ces résultats sont confirmés par une seconde série d'observations rend très improbable cette hypothèse.

Voici d'ailleurs d'autres observations qui prouvent le bien-fondé de notre conclusion.

Lors de l'examen des frottis qui ont servi à étudier la relation entre la division et la marée (13 mai, 29 mai - 2 juin, 5 - 7 août 1939), nous avons, en plus des divisions dont nous avons fait l'étude, noté les stades de conjugaison rencontrés.

Les observations ayant trait à la première expérience ne montrent que peu de conjugaisons; la seconde expérience (29 mai - 2 juin), au contraire, en fournit un nombre considérable; enfin, dans la dernière expérience (août), on ne trouve pratiquement plus que des stades terminaux de conjugaison. Ceci est en parfait accord avec les observations précédentes, qui ont permis de mettre en évidence une épidémie de printemps.

Voici le détail des résultats fournis par l'expérience du 29 mai - 2 juin.

Expérience du 29 mai - 2 juin 1939. — Cette expérience, destinée à étudier l'influence de l'émergence et de l'immersion sur les épidémies de divisions, comprenait trois séries d'observations successives, faites les 29 mai, 31 mai, 2 juin. Dans chacune de celles-ci, nous observions pendant le temps d'une marée, un groupe témoin, un groupe soumis à des marées expérimentales, un groupe maintenu constamment immergé, un groupe constamment émergé (voir les détails d'exécution de ces expériences, pp. 166 et suivantes).

Nous allons d'abord étudier le comportement des conjugaisons dans les groupes témoins,

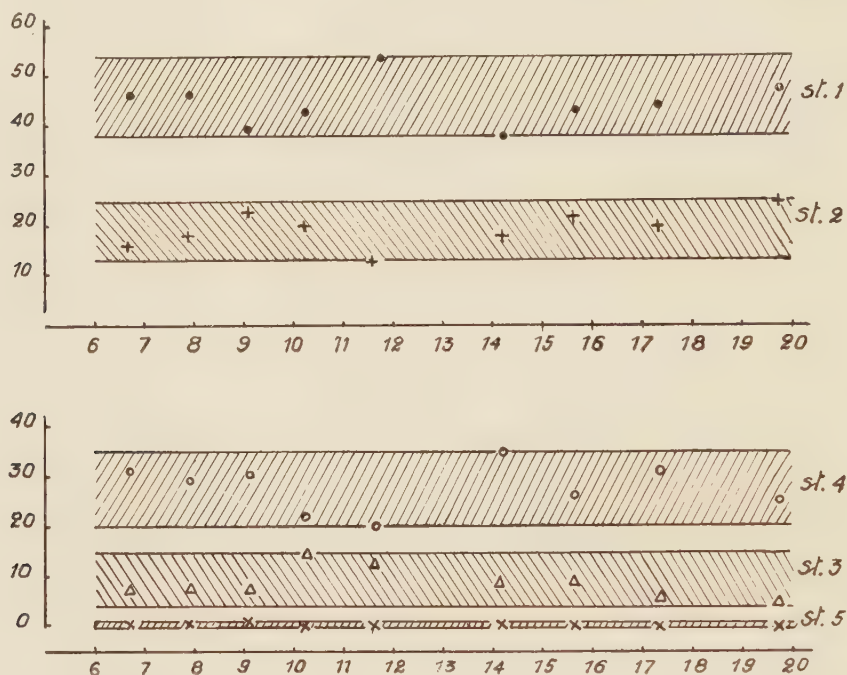


FIG. 50. — *Expérience du 29 mai 1939.* — Variation, en fonction du temps, des nombres de conjugaisons observées aux stades 1, 2, 3, 4, 5, pour 100 conjugaisons. • st. 1, + st. 2, Δ st. 3, ○ st. 4, × st. 5.

GROUPES TÉMOINS

Expérience du 29 mai. — Nos observations sont résumées au tableau LXIV.

TABLEAU LXIV

Heure de fixation	Nombre d'individus	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
6 h. 40	10 500	56	19	8	38	0
7 h. 55	15 500	85	33	12	53	0
9 h. 5	8 400	39	23	7	29	1
10 h. 15	5 200	17	8	6	9	0
11 h. 35	5 300	25	6	6	9	0
14 h. 10	4 000	13	6	3	12	0
15 h. 40	4 000	20	10	4	12	0
17 h. 20	6 900	27	12	3	19	0
19 h. 45	7 600	38	20	3	20	0
	67 400	320	137	52	201	1

Un premier regard sur ces nombres montre qu'on se trouve en pleine épidémie de conjugaisons et au début de celle-ci; on observe, en effet, un nombre considérable de stades 1, relativement peu de stades 4, un seul stade 5.

Suivant la méthode employée pour l'étude des épidémies de divisions, recherchons ici la variation du nombre d'individus observés à chaque stade de conjugaison, rapporté d'une part à 100 conjugaisons, d'autre part à 1 000 individus (tableau LXV et LXVI) (1). Représentons graphiquement le phénomène en portant en abscisses les heures de fixation, en ordonnées les valeurs correspondant au nombre de stades rapporté à 100 conjugaisons (fig. 50) et à 1 000 individus (fig. 51).

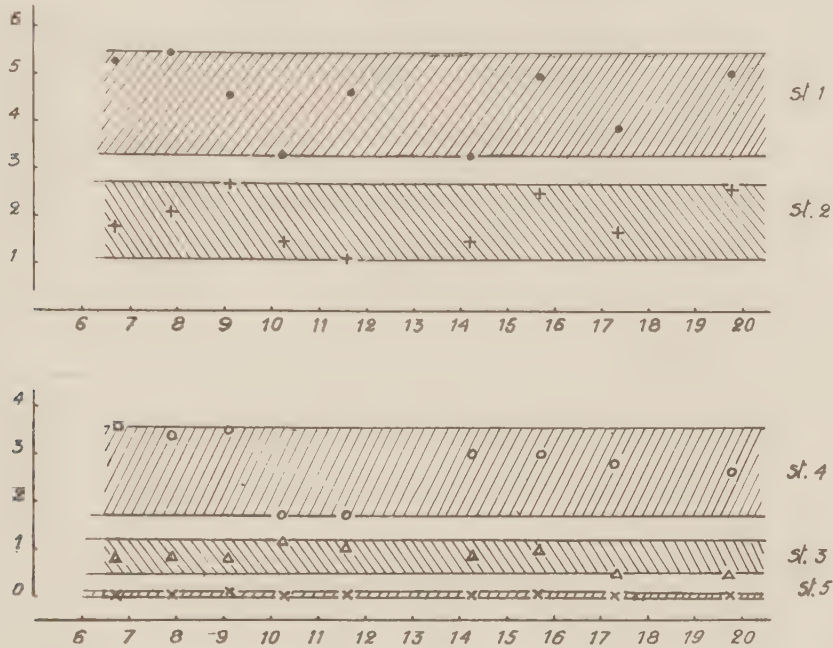


FIG. 51. — Expérience du 29 mai 1939. — Variation, en fonction du temps, des nombres de conjugaisons observées aux stades 1, 2, 3, 4, 5, pour 1 000 individus. • st. 1, + st. 2, Δ st. 3, o st. 4, × st. 5.

On voit que, pendant les 13 h. de l'observation, aucune évolution notable du phénomène ne peut être mise en évidence par cette méthode, *les aires de dispersion des points restant parallèles les unes aux autres*; ceci, joint au fait que nous n'observons pas de stades terminaux et que la proportion des stades trouvés ne correspond plus aux résultats globaux des expériences précédentes, ne peut signifier qu'une chose : la conjugaison est un phénomène de trop longue durée pour que nous puissions, pendant une douzaine d'heures, observer une notable évolution; nous avons donc la confirmation des résultats antérieurs et l'hypothèse restrictive que nous avons formulée s'élimine.

Quant aux Urcéolaires du groupe de Patelles qui subissaient leur première marée artificielle, les nombres trop faibles ne nous permettent pas d'envisager chaque lot séparément, mais les nombres globaux ne montrent pas de différence notable avec les précédents. Sur 22 500 individus, on observe en effet 65 st. 1, 42 st. 2, 15 st. 3, 59 st. 4, 0 st. 5.

Expérience du 31 mai. — La répartition des divers stades de conjugaison dans les lots du groupe témoin est résumée dans le tableau LXVII. Les valeurs rapportées à 100 conjugaisons dans le tableau LXVIII, d'où la représentation graphique (fig. 52).

(1) Voir les tableaux à l'appendice, en fin de chapitre.

Le calcul des valeurs rapportées à 1 000 individus donne ici une trop grande dispersion des points pour que nous puissions en tenir compte.

Expérience du 2 juin. — La répartition des stades de conjugaisons observés dans cette expérience est indiquée au tableau LXIX, qui permet de calculer les valeurs pour 100 conjugaisons (tableau LXX), donnant la représentation graphique (fig. 53).

A part quelques points aberrants, on observe toujours bien le même phénomène, les aires de dispersion restant parallèles à l'axe des temps. Les valeurs rapportées à 1 000 individus donnent des résultats analogues avec une dispersion un peu plus grande.

Comparaison des trois expériences. — Les trois expériences que nous venons d'examiner ont montré que, pendant un court laps de temps (de l'ordre d'une douzaine d'heures), on ne peut

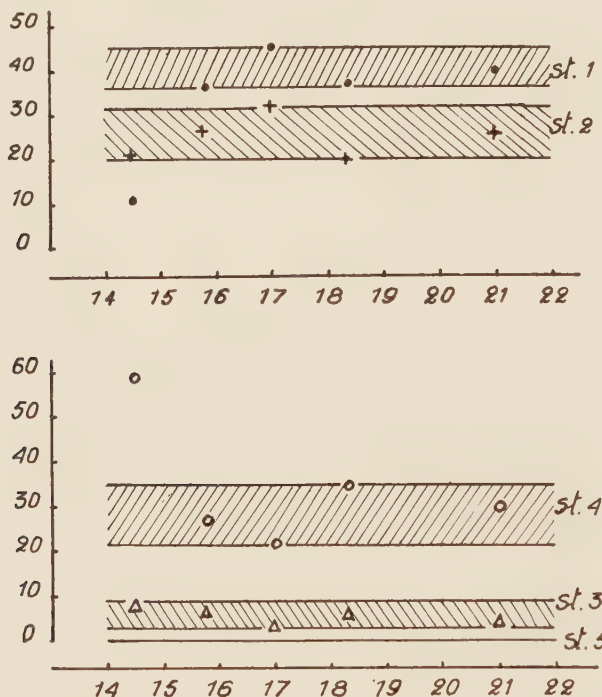


FIG. 52. — *Expérience du 31 mai 1939.* — Variation, en fonction du temps, des nombres de conjugaisons observées aux stades 1, 2, 3, 4, 5, pour 100 conjugaisons. • st. 1, + st. 2, Δ st. 3, ○ st. 4, × st. 5.

mettre en évidence aucune évolution notable du phénomène. Si nous comparons cependant les nombres globaux relatifs à chacune de ces expériences, nous constatons une évolution; celle-ci apparaît d'ailleurs sur les figures précédentes, les ordonnées des zones de dispersion variant d'une expérience à l'autre.

Les nombres globaux d'individus observés à chaque stade, dans chacune des expériences, sont les suivants :

Expérience du 29 mai : 89 900 individus. 385 st. 1, 179 st. 2, 67 st. 3, 260 st. 4, 1 st. 5.

Expérience du 31 mai : 50 200 individus. 186 st. 1, 141 st. 2, 36 st. 3, 197 st. 4, 0 st. 5.

Expérience du 2 juin : 101 700 individus. 204 st. 1, 189 st. 2, 99 st. 3, 449 st. 4, 16 st. 5.

Ce qui donne, en rapportant le nombre de chacun des stades observés à 1 000 individus :

Expérience du 29 mai : st. 1 : 4,3 ‰; st. 2 : 2 ‰; st. 3 : 0,7 ‰; st. 4 : 2,9 ‰; st. 5 : 0,01 ‰.

Expérience du 31 mai : st. 1 : 3,7 ‰; st. 2 : 2,8 ‰; st. 3 : 0,7 ‰; st. 4 : 3,9 ‰; st. 5 : 0 ‰.

Expérience du 2 juin : st. 1 : 2 ‰; st. 2 : 1,9 ‰; st. 3 : 1 ‰; st. 4 : 4,8 ‰; st. 5 : 0,16 ‰.

On voit donc apparaître une notable évolution du phénomène, la proportion des stades 1 diminue tout en restant encore importante, ce qui prouve que nos expériences se situent un peu après le maximum de l'épidémie; nous voyons, d'autre part, la proportion des stades 3 et 4 augmenter et quelques stades 5 apparaître.

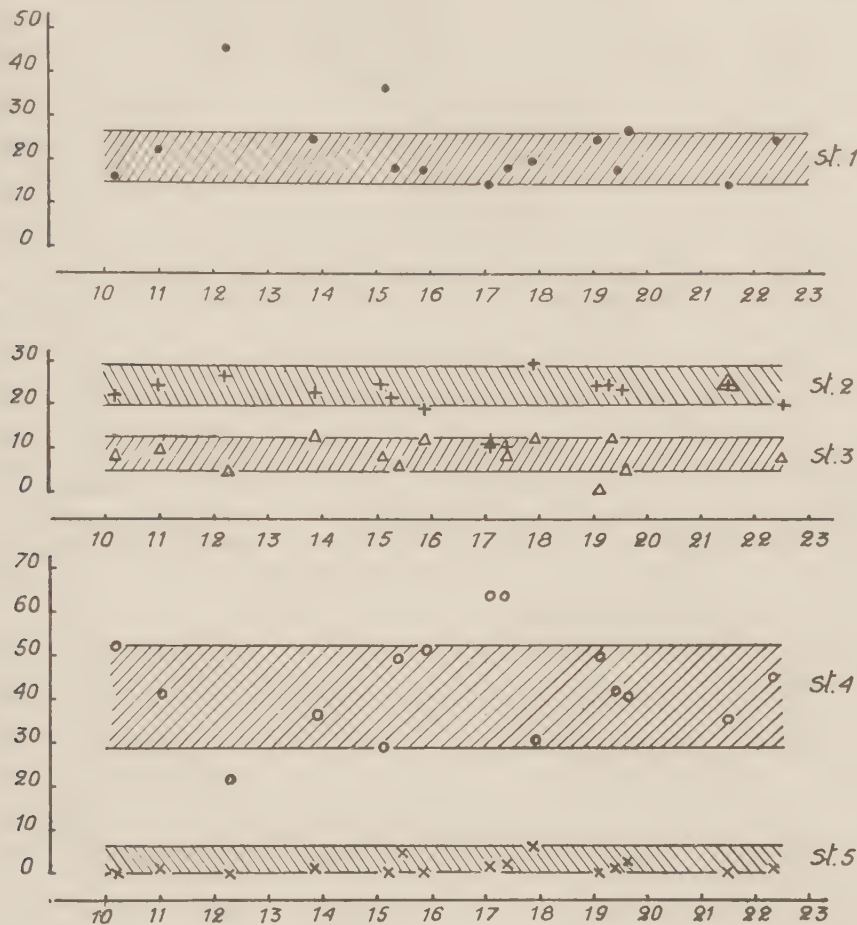


FIG. 53. — Expérience du 2 juin 1939. — Variation, en fonction du temps, des nombres de conjugaisons observées aux stades 1, 2, 3, 4, 5, pour 100 conjugaisons. • st. 1, + st. 2, Δ st. 3, ○ st. 4, × st. 5.

Par la méthode exposée lors de l'étude saisonnière de la conjugaison, voyons si l'évolution observée ici est suffisante pour permettre de calculer une durée.

Pour les calculs, nous prendrons, entre les durées, les rapports trouvés précédemment (p. 227), lors de la mise en évidence de l'épidémie de printemps (1), soit : $t_2 = 0,86 t_1$, $t_3 = 0,57 t_1$; $t_4 = 4,3 t_1$; $t_5 = 3,3 t_1$, donnant les valeurs de T suivantes :

$$\begin{aligned} T &= 0 - 0,5 t_1 \\ T &= 0 - 1,4 t_1 \\ T &= 0 - 2,2 t_1 \\ T &= 0 - 4,6 t_1 \\ T &= 0 - 8,4 t_1 \end{aligned}$$

(1) Nous ne pouvons en effet employer les rapports qui résulteraient de la série d'expériences que nous étudions, les durées relatives n'étant proportionnelles au nombre de stades observés que si l'on envisage toute l'épidémie; or, ici, nous ne nous trouvons qu'à un instant de celle-ci.

Expérience du 29 mai. — L'observation de 89 900 individus, dont 385 st. 1, 179 st. 2, 67 st. 3, 260 st. 4, 1 st. 5, donne les valeurs de n suivantes :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 4,3 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 2,3 \\ n &= t_1 f(\theta - 2,2 t_1) = 1,3 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 0,7 \\ n &= t_1 f(\theta - 8,4 t_1) = 0,03 \end{aligned}$$

Expérience du 31 mai. — L'observation de 50 200 individus, dont 186 st. 1, 141 st. 2, 36 st. 3, 197 st. 4, 0 st. 5, donne à n les valeurs suivantes :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 2 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 2,2 \\ n &= t_1 f(\theta - 2,2 t_1) = 1,7 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 1 \\ n &= t_1 f(\theta - 8,4 t_1) = 0,05 \end{aligned}$$

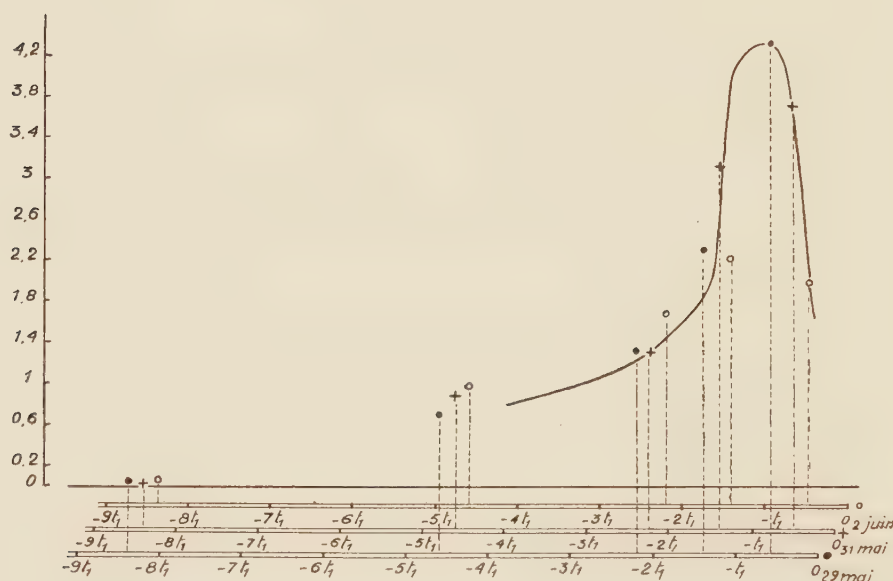


FIG. 54. — Détermination graphique de t_1 par la méthode de superposition, à partir des éléments de courbes obtenus dans les expériences des 29, 31 mai et 2 juin 1939.

Traçons le graphique relatif à chaque expérience, en portant en ordonnées les valeurs de n et en abscisses les valeurs de T , le temps θ étant l'instant θ de l'expérience et l'unité de longueur représentant t_1 (fig. 54).

On trouve, pour réaliser la superposition des courbes, un décalage d'environ $\frac{1}{5}$ de t_1 pour les résultats des 29 et 31 mai, et d'environ $\frac{1}{3}$ de t_1 pour les résultats des 29 mai et 2 juin. Or, entre l'heure moyenne de l'expérience du 29 mai (13 h.) et celle du 31 mai (18 h.), il s'est écoulé sensiblement 2 jours, entre l'expérience du 31 mai et celle de juin (16 h.), 2 jours également; nous obtenons donc une valeur de t_1 de l'ordre de 10-12 jours, confirmant les résultats antérieurs; rappelons en effet que, lors de la mise en évidence des épidémies de conjugaisons, l'ordre de grandeur trouvé pour t_1 était de 10 à 15 jours.

Calculons les valeurs de T et de $f(T) = \frac{n}{t_1}$, en donnant à t_1 sa valeur moyenne, 11 jours $\frac{1}{2}$, dans les équations précédentes (tableau LXXI). Ces valeurs permettent de construire la courbe du nombre de conjugaisons qui débutent pour 1 000 individus (fig. 55).

Par comparaison avec les courbes obtenues précédemment, nous voyons qu'un plus grand nombre de conjugaisons débutent par jour (environ 4 p. 10 000, au moment du maximum); par contre, le maximum dure moins longtemps; autrement dit l'épidémie de conjugaison est plus forte, mais plus brève, son maximum se situe une dizaine de jours avant le 29 mai, soit vers le 20 mai..

Remarque. — Si, dans les calculs précédents, nous employons entre les durées des stades, les rapports obtenus en tenant compte de la remarque (p. 230), les résultats ne sont pas sensiblement modifiés; la différence entre les durées portait, en effet, surtout sur le stade 5 que nous n'observons pratiquement pas ici.

Nous venons d'étudier, dans les expériences des 29, 31 mai, 2 juin, le comportement des Urceolaires des Patelles des groupes témoins; nous allons maintenant nous adresser aux groupes maintenus émergés et immergés. Voyons tout d'abord les résultats ayant trait aux groupes émergés.

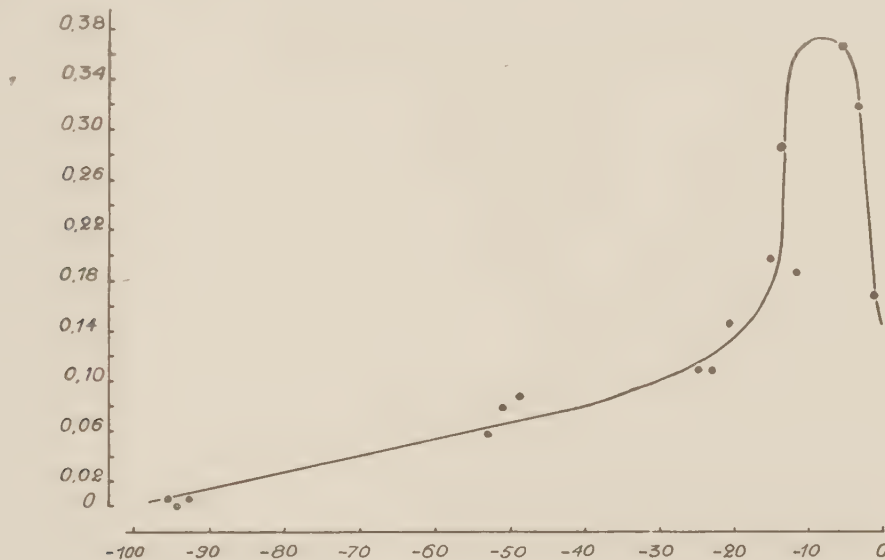


FIG. 55. — Epidémie de conjugaison de mai-juin 1939.
Variation du nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus.

GROUPES ÉMERGÉS

Les résultats globaux sont les suivants :

Expérience du 29 mai : 56 000 individus observés. 323 st. 1, 101 st. 2, 40 st. 3, 188 st. 4, 3 st. 5.

Expérience du 31 mai : 23 800 individus observés. 45 st. 1, 63 st. 2, 15 st. 3, 82 st. 4, 2 st. 5.

Expérience du 2 juin : 21 500 individus observés. 25 st. 1, 68 st. 2, 19 st. 3, 65 st. 4, 8 st. 5.

D'où, en employant la méthode précédente et en prenant toujours les mêmes rapports entre les durées relatives des stades, la suite des valeurs de n :

Expérience du 29 mai :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f (\theta - 0,5 t_1) = 5,8 \\ n &= t_1 f (\theta - 1,4 t_1) = 2,1 \\ n &= t_1 f (\theta - 2,2 t_1) = 1,3 \\ n &= t_1 f (\theta - 4,6 t_1) = 0,8 \\ n &= t_1 f (\theta - 8,4 t_1) = 0,02 \end{aligned}$$

Expérience du 31 mai :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f (\theta - 0,5 t_1) = 1,9 \\ n &= t_1 f (\theta - 1,4 t_1) = 3,1 \\ n &= t_1 f (\theta - 2,2 t_1) = 1,1 \\ n &= t_1 f (\theta - 4,6 t_1) = 0,8 \\ n &= t_1 f (\theta - 8,4 t_1) = 0,03 \end{aligned}$$

Expérience du 2 juin :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 1,2 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 3,7 \\ n &= t_1 f(\theta - 2,2 t_1) = 1,6 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 0,7 \\ n &= t_1 f(\theta - 8,4 t_1) = 0,1 \end{aligned}$$

Si, sur la courbe de superposition (fig. 54) obtenue lors de l'étude des groupes témoins et reproduite (fig. 56), on porte les points que nous venons d'obtenir ($\bullet + \circ$), on voit qu'ils se situent bien sur celle-ci. Le comportement des Urcéolaires est donc ici le même que celui des témoins. Les résultats suivants montrent qu'il en est de même dans les autres groupes.

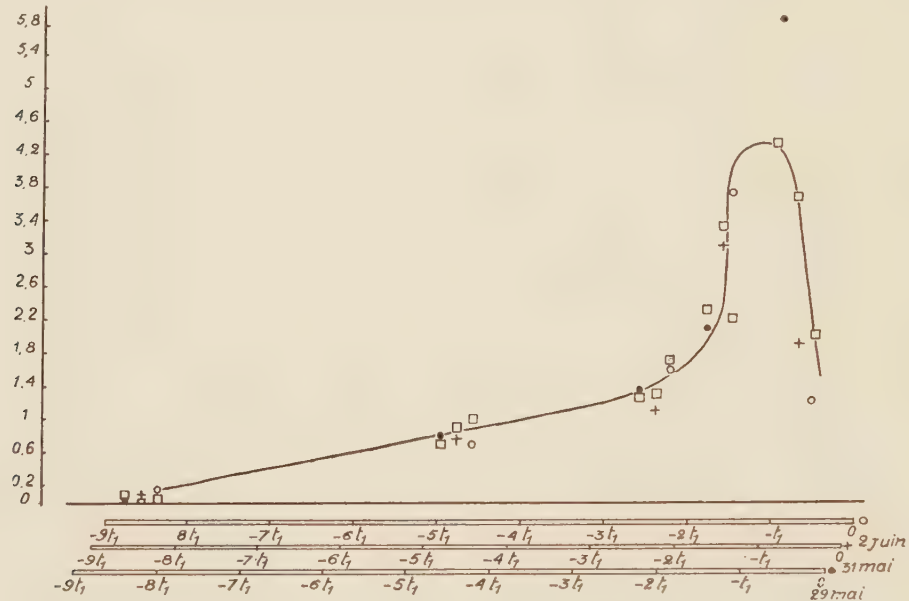


Fig. 56. — La méthode de superposition, appliquée aux points relatifs aux groupes émergés ($\bullet$, $+$, $\circ$), amène ceux-ci sur la courbe relative aux groupes témoins $\square$.

GROUPES IMMERGÉS

Les résultats globaux sont les suivants :

Expérience du 29 mai : 26 500 individus. 203 st. 1, 72 st. 2, 43 st. 3, 122 st. 4, 0 st. 5.

Expérience du 31 mai : 25 500 individus. 76 st. 1, 66 st. 2, 16 st. 3, 94 st. 4, 1 st. 5.

Expérience du 2 juin : 18 700 individus. 74 st. 1, 57 st. 2, 19 st. 3, 64 st. 4, 3 st. 5.

Comme précédemment, calculons les valeurs de n :

Expérience du 29 mai :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 7,7 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 3,2 \\ n &= t_1 f(\theta - 2,2 t_1) = 2,8 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 1,1 \\ n &= t_1 f(\theta - 8,4 t_1) = 0 \end{aligned}$$

Expérience du 31 mai :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 3 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 3 \\ n &= t_1 f(\theta - 2,2 t_1) = 1,1 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 0,9 \\ n &= t_1 f(\theta - 8,4 t_1) = 0,01 \end{aligned}$$

Expérience du 2 juin :

n	t.f (0 — 0,5 t ₁)	= 4
n	t.f (0 — 1,4 t ₁)	= 3,6
n	t.f (0 — 2,2 t ₁)	= 1,8
n	t.f (0 — 4,6 t ₁)	= 0,8
n	t.f (0 — 8,4 t ₁)	= 0,05

En reportant, sur la figure 54, les points (● + ○) que nous venons d'obtenir (fig. 57), on voit que la quasi-totalité des points se situent bien, encore ici, sur la courbe. Remarquons l'existence de deux points aberrants, tous deux dans la première expérience, obtenus : l'un à partir de l'observation d'un nombre élevé de stades 1, l'autre de stades 3.

Remarque. — Les résultats de la première expérience relative à ce groupe auraient pu être englobés dans ceux du premier groupe témoin; en effet, au cours d'une première marée artificielle faisant suite aux marées normales, le comportement des Urcéolaires est, à tous points

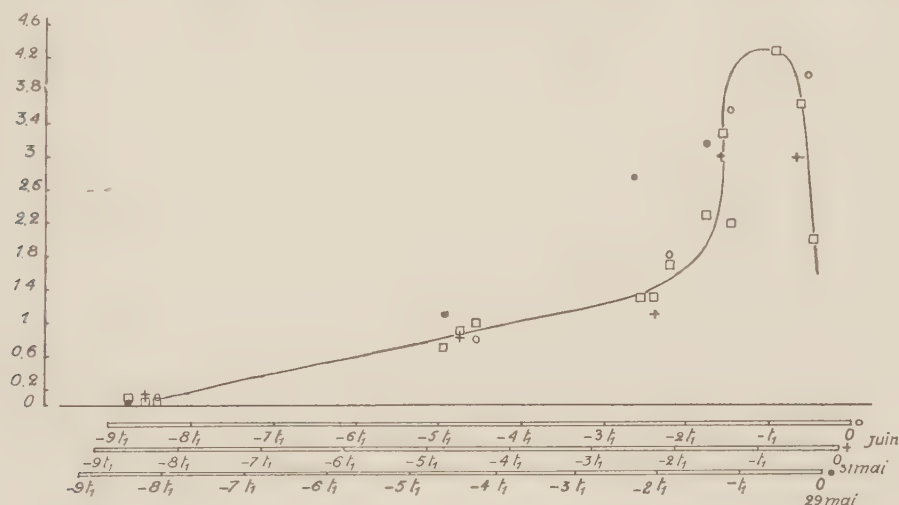


FIG. 57. — La méthode de superposition, appliquée aux points relatifs aux groupes immergés (●, +, ○), amène ceux-ci sur la courbe relative aux groupes témoins □.

de vue, le même que celui des groupes restés dans la zone intercotidale; or, le groupe immergé de l'expérience du 29 mai peut être considéré comme étant soumis à une marée artificielle, l'instant de l'immersion étant l'instant normal, et tous nos frottis de ce premier groupe étant faits avant le moment où l'émersion devrait normalement se produire.

Dans ces conditions, l'ordonnée du maximum de la première courbe de superposition, trouvée lors de l'étude du premier groupe témoin, serait trop faible et il est à noter qu'alors, le point un peu aberrant trouvé au voisinage du maximum de la courbe de superposition relative au premier groupe émergé se situerait bien sur celle-ci.

MARÉES EXPÉRIMENTALES

Nous avons déjà vu que, lors de la première marée expérimentale, après avoir ramené les Patelles en aquarium, le comportement des Urcéolaires était le même que celui des témoins; voyons maintenant si, au bout de quelques-unes de ces marées, il existe des différences (pour le détail de ces expériences, voir pp. 166 et suivantes).

Les résultats globaux relatifs à ces expériences sont les suivants :

Expérience du 31 mai : 14 000 individus. 30 st. 1, 39 st. 2, 20 st. 3, 57 st. 4, 0 st. 5.

Expérience du 2 juin : 36 000 individus. 102 st. 1, 105 st. 2, 30 st. 3, 182 st. 4, 9 st. 5.

D'où les valeurs suivantes de n :

Expérience du 31 mai :

$$n = t, f (\theta - 0,5 t_i) = 2,1$$

$$n = t, f (\theta - 1,4 t_i) = 3,2$$

$$n = t, f (\theta - 2,2 t_i) = 2,5$$

$$n = t, f (\theta - 4,6 t_i) = 0,9$$

$$n = t, f (\theta - 8,4 t_i) = 0$$

Expérience du 2 juin :

$$n = t, f (\theta - 0,5 t_i) = 2,8$$

$$n = t, f (\theta - 1,4 t_i) = 3,4$$

$$n = t, f (\theta - 2,2 t_i) = 1,5$$

$$n = t, f (\theta - 4,6 t_i) = 1,2$$

$$n = t, f (\theta - 8,4 t_i) = 0,08$$

Les points (+ ○) que nous venons d'obtenir (fig. 58) se situent encore bien sur la courbe (fig. 54) reproduite ici.

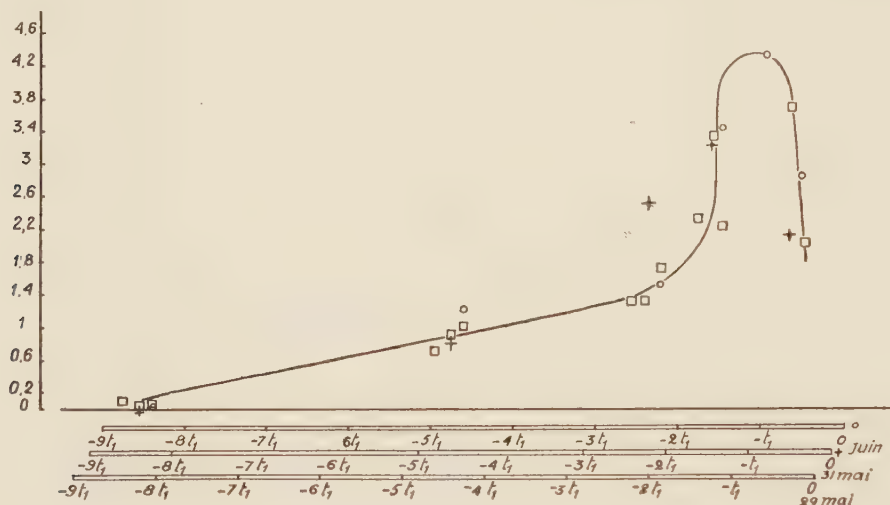


FIG. 58. — La méthode de superposition, appliquée aux points relatifs aux groupes soumis à des marées expérimentales (+, ○), amène ceux-ci sur la courbe relative aux groupes témoins □.

En résumé :

1° Les groupes témoins nous permirent de mettre en évidence l'existence d'une épidémie de conjugaison de printemps; de plus, ils montrèrent que, pendant le temps d'une marée, aucune évolution notable du phénomène n'apparaissait; au bout de quelques jours, par contre, on pouvait observer une évolution et l'interprétation statistique des résultats permettait d'attribuer à l'ensemble du phénomène une durée de l'ordre de quatre mois, confirmant les durées trouvées précédemment.

2° Dans les autres groupes, le comportement des Urcéolaires des Patelles soumises à l'émergence, l'immersion ou à des marées expérimentales, est, pendant la durée de l'observation, le même que celui des témoins.

Nous avons reporté, sur la figure 59, tous les points provenant des différents groupes que nous venons d'étudier.

Expérience du 13 mai 1939. — Les résultats globaux fournis par celle-ci sont les suivants : 55 500 individus observés. 60 st. 1, 32 st. 2, 22 st. 3, 48 st. 4, 0 st. 5, fournissent les valeurs de n :

$$\begin{aligned} n &= t, f (0 - 0,5 t_1) = 1,1 \\ n &= t, f (0 - 1,4 t_1) = 0,7 \\ n &= t, f (0 - 2,2 t_1) = 0,7 \\ n &= t, f (0 - 4,6 t_1) = 0,2 \\ n &= t, f (0 - 8,4 t_1) = 0 \end{aligned}$$

Comparés aux nombres obtenus lors des expériences du 29 mai - 2 juin, ces valeurs sont faibles; on se trouve, en effet, avant l'épidémie proprement dite, pendant l'époque où l'on observe une lente croissance du nombre des conjugaisons. Cette période n'est pas favorable à la mesure d'une durée par superposition des points que nous venons d'obtenir avec les éléments de courbes des expériences du 29 mai au 2 juin; la courbe croissant très lentement, une

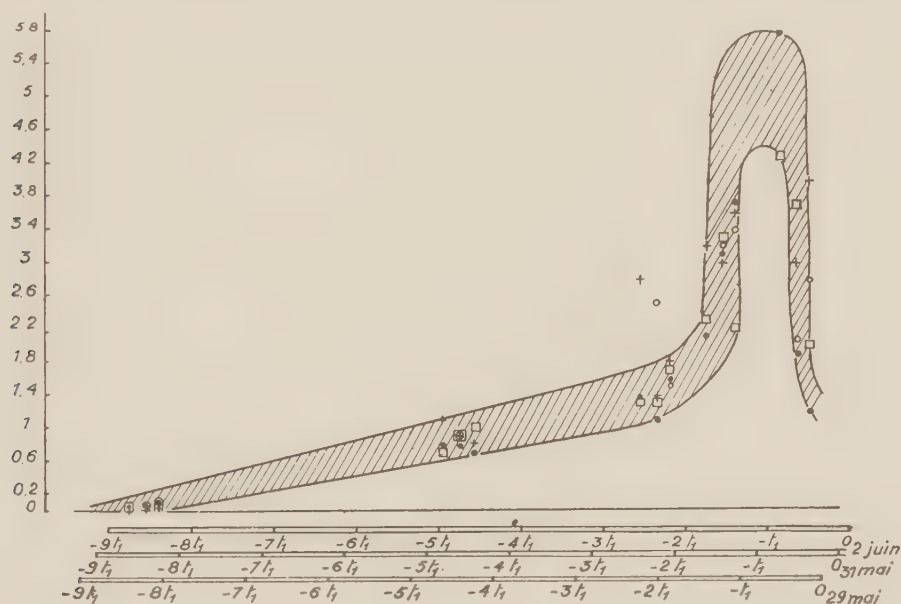


FIG. 59. — Aire de dispersion des valeurs de n obtenues lors des expériences des 29, 31 mai, 2 juin 1939.

Groupe témoin : □, émergé •, immergé +, soumis à des marées expérimentales o.

faible erreur d'ordonnée entraîne une erreur considérable d'abscisses, c'est-à-dire de temps.

Cependant, si, sur la figure 59, aire de dispersion des points obtenus lors des expériences du 29 mai - 2 juin, on reporte les points que nous venons d'obtenir en donnant aux abscisses un décalage de $-1,5 t_1$ par rapport à ceux du 29 mai, décalage correspondant sensiblement aux 16 jours qui séparent les observations des 13 et 29 mai, en admettant l'ordre de grandeur de 10 jours trouvé précédemment pour t_1 , les points que nous venons d'obtenir se situent sensiblement dans l'aire de dispersion précédemment déterminée (fig. 60).

Par conséquent, ces résultats ne sont pas en contradiction avec nos conclusions précédentes.

Expériences des 2 et 5 août 1939. — Ces expériences, rappelons-le, étaient destinées à étudier l'influence de la température sur la durée de division; elles portaient sur un nombre considérable d'individus (1 109 000). L'observation des différents groupes se rapportant à celles-ci

ne montre que de très rares conjugaisons; la proportion des divers stades, aussi bien dans les groupes soumis à des températures élevées que basses, est la suivante :

4 stades 1 pour 100 000 individus,				
3	»	2	»	»
2	»	3	»	»
15	»	4	»	»

donnant les valeurs de n suivantes :

$$\begin{aligned} n &= t_1 f(\theta - 0,5 t_1) = 0,04 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,4 t_1) = 0,04 \\ n &= t_1 f(\theta - 1,1 t_1) = 0,04 \\ n &= t_1 f(\theta - 4,6 t_1) = 0,04 \end{aligned}$$

Au contraire, nous observons un nombre élevé de stades 5, de l'ordre d'au moins 310 pour 100 000, donnant :

$$n = t_1 f(\theta - 8,4 t_1) \approx 1$$

Ce dernier point se rapporte à l'épidémie mise précédemment en évidence; il appartient à la branche descendante de l'aire de dispersion (fig. 59), c'est-à-dire un peu avant le 29 mai;

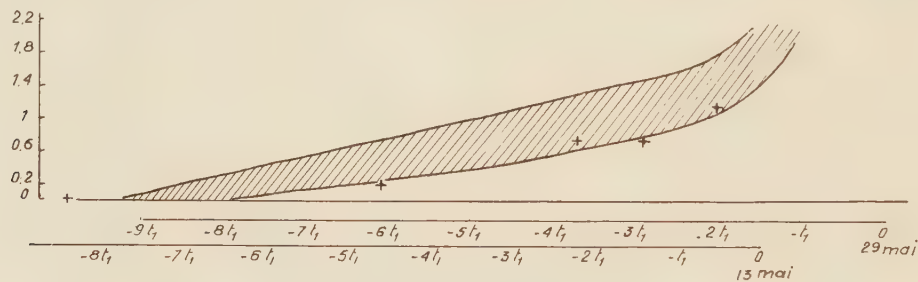


FIG. 60. — Expérience du 13 mai 1939.

//// aire de dispersion des points obtenus par les expériences des 29 mai - 2 juin 1939,
+ points résultant de l'expérience du 13 mai.

or, l'abscisse de ce point se situant à $-8,4 t_1$ avant les 2-5 août, et 66 jours séparant ces expériences de celles du 29 mai, nous avons sensiblement $8 t_1 \approx 66$ jours, donnant à t_1 une valeur de 8 à 9 jours, en accord avec les résultats précédents.

Tous les résultats obtenus confirment donc bien la durée de l'ensemble du phénomène dont les premières expériences nous avaient permis de fixer l'ordre de grandeur à 4 mois. Cette très longue durée provient, d'une part et surtout, de l'extrême lenteur d'évolution des 8 noyaux qui reconstitueront le macronucleus (stades 4 et 5), évolution représentant à elle seule 2 mois 1/2 - 3 mois; d'autre part, du temps qui s'écoule aux stades 1, 2, 3, entre chacune des mitoses successives. Nous avons en effet été frappé du nombre très faible de noyaux en voie de division que nous rencontrions à ces stades 1, 2, 3, indiquant la brièveté des mitoses par rapport au temps qui les sépare, et une statistique de celles-ci peut, aussi, nous apporter une indication sur la durée du phénomène.

Nous avons signalé que les mitoses rencontrées ici se rapprochent de celles observées lors de l'étude de la division des Urcéolaires; nous avons alors trouvé que la durée totale de division à $14^\circ 1/2$ était de 8 h.; les durées relatives de chacun des stades étant en gros proportionnelles à 5, 3, 2, on a, pour chacun de ceux-ci, 4 h., 2 h. 30, 1 h. 30.

D'autre part, on se rappelle qu'au stade A, le micronucleus subit tout d'abord un gonflement, sa structure filamenteuse et sa forme fusiforme s'accroissent, puis la chromatine émigre vers les deux pôles. L'instant où, dans le micronucleus fusiforme et gonflé, la chromatine va commencer sa migration se situe sensiblement au milieu du stade A; l'instant auquel on ne distingue plus aucun filament entre les deux noyaux qui ont pris naissance, au milieu du stade B. Cette phase ainsi définie (correspondant en somme à l'anaphase et à la télophase d'une mitose normale) dure donc sensiblement $1/2 TA + 1/2 TB = 3 \text{ h. } 15$, à la température de $14^{\circ} 1/2$. Il n'y a pas lieu de penser que cette phase, que nous retrouvons lors des mitoses observées dans les gamètes au cours de la conjugaison, soit alors d'une durée nettement différente. Voyons si, par l'étude seule de la conjugaison, on peut avoir une idée de son ordre de grandeur.

Le stade 3 de conjugaison (4 noyaux et division de ceux-ci) est particulièrement favorable pour cette étude, car les mitoses que l'on observe ressemblent en tout point

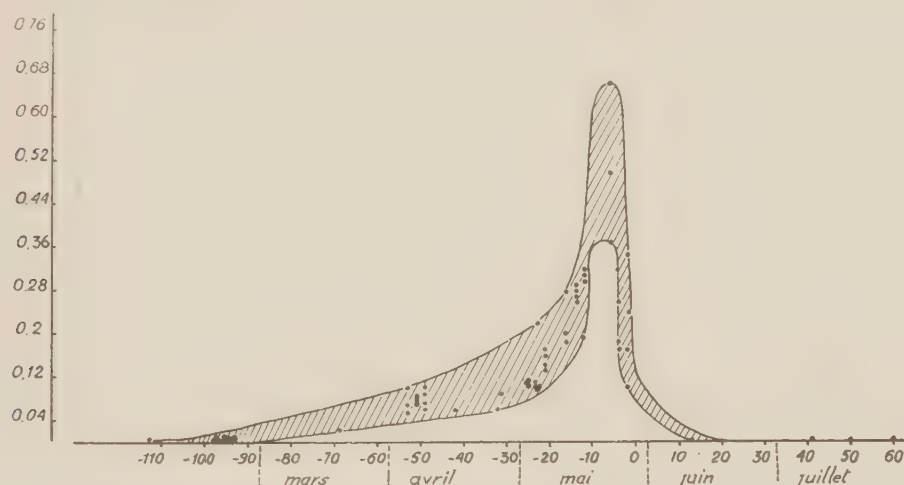


FIG. 61. — Epidémie de conjugaison du printemps 1939. — Les ordonnées représentent le nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus.

à celles qui se produisent lors de la division de l'Urcéolaire; il est, de plus, parfaitement défini, toujours très net et les noyaux y sont généralement synchrones.

L'examen de tous les stades 3 de conjugaisons rencontrés lors des observations des 24, 31 mai, 2 juin 1939, dates auxquelles, rappelons-le, nous nous trouvions en présence d'un nombre particulièrement élevé de conjugaisons, et auxquelles la température était voisine de $14^{\circ} 1/2$, montre que la proportion de noyaux présentant la phase précédemment définie est de l'ordre de 2 à 3 %; or, nous avons vu que la durée totale du stade 3 était voisine de 6 jours, soit 144 heures. En admettant toujours que la durée d'un stade est proportionnelle au nombre d'individus que l'on observe à ce stade, la phase mitotique est de l'ordre de $\frac{144 \cdot 2}{100}$, $\frac{144 \cdot 3}{100}$, soit 3 à 4 heures. Correspondant parfaitement à la durée trouvée pour la même phase, à la même température, lors de l'étude de la division des Urcéolaires.

Une statistique plus générale, portant sur tous les stades 3 observés au cours de l'année, ne modifie pas ces résultats. Ceci est donc une présomption de plus en faveur des conclusions précédentes.

EN RÉSUMÉ, nous avons exposé une méthode qui permet de voir, à partir de résultats provenant de fixations faites à différentes époques de l'année, que la conjugaison est un phénomène rare, de longue durée, présentant des épidémies saisonnières.

L'étude d'une épidémie de printemps confirme ces résultats. Au moment de la plus grande intensité de l'épidémie, vers la fin mai, le nombre de conjugaisons qui débutent par jour est de l'ordre de 5 p. 10 000 individus, proportion élevée qui n'existe que pendant peu de temps (une quinzaine de jours). Nous avons, sur la figure 61 déduite du tableau LXXII, reporté tous les points résultant des expériences ayant trait à l'épidémie de printemps 1939; elle donne le nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus.

L'ensemble du phénomène de la conjugaison est de longue durée, et tous les résultats obtenus donnent à celle-ci un ordre de grandeur de 4 mois.

APPENDICE

EXPÉRIENCES DU 29 MAI - 2 JUIN 1939

TABLEAU LXV

Valeurs de st. 1, st. 2 (1)... rapportées à 100 conjugaisons.

Heure de fixation	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
6 h. 40	46	16	7	31	0
7 h. 55	46	18	7	29	0
9 h. 5	39	23	7	30	1
10 h. 15	43	20	15	22	0
11 h. 35	54	13	13	20	0
14 h. 10	38	18	9	35	0
15 h. 40	43	22	9	26	0
17 h. 20	44	20	5	31	0
19 h. 45	47	25	4	25	0

(1) Pour simplifier, st. 1, st. 2... désigneront les nombres d'individus observés respectivement aux stades 1, 2...

TABLEAU LXVI

Valeurs de st. 1, st. 2... rapportées à 1 000 individus.

Heure de fixation	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
6 h. 40	5,3	1,8	0,8	3,6	0
7 h. 55	5,5	2,1	0,8	3,4	0
9 h. 5	4,6	2,7	0,8	3,5	0,1
10 h. 15	3,3	1,5	1,2	1,7	0
11 h. 35	4,7	1,1	1,1	1,7	0
14 h. 10	3,3	1,5	0,8	3	0
15 h. 40	5	2,5	1	3	0
17 h. 20	3,9	1,7	0,4	2,8	0
19 h. 45	5	2,6	0,4	2,6	0

Groupe témoin (31 mai).

TABLEAU LXVII

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en conjugaison				
		St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
14 h. 30	15 500	14	28	12	78	0
15 h. 45	8 000	69	48	13	48	0
17 h.	11 500	35	24	2	16	0
18 h. 20	6 400	31	17	5	28	0
21 h.	8 800	37	24	4	27	0

TABLEAU LXVIII

Valeurs de st. 1, st. 2... rapportées à 100 conjugaisons.

Heure de fixation	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4
14 h. 30	11	21	9	59
15 h. 45	39	27	7	27
17 h.	45	31	3	21
18 h. 20	38	21	6	35
21 h.	40	26	4	30

Groupe témoin (2 juin).

TABLEAU LXIX

Nombre d'individus observés.

Heure de fixation	Nombre total d'individus	Individus en conjugaison				
		St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
10 h. 10	7 600	8	10	4	24	0
11 h.	3 000	11	12	5	20	1
12 h. 15	6 300	17	10	2	8	0
13 h. 50	6 500	30	28	16	44	1
15 h. 10	8 700	9	6	2	7	0
15 h. 20	8 600	15	19	5	44	5
15 h. 50	6 900	9	10	6	27	0
17 h. 5	5 900	16	11	13	72	1
17 h. 20	6 000	21	10	9	74	2
17 h. 50	5 800	6	9	4	9	2
19 h. 5	3 600	1	1	0	2	0
19 h. 20	6 000	13	17	9	29	1
19 h. 35	11 000	17	15	3	26	2
21 h. 30	7 600	8	13	14	20	0
22 h. 20	8 200	23	18	7	43	1

TABLEAU LXX

Valeurs de st. 1, st. 2... rapportées à 100 conjugaisons.

Heure de fixation	St. 1	St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
10 h. 10	17	22	9	52	0
11 h.	23	24	10	41	2
12 h. 15	46	27	5	22	0
13 h. 50	25	24	13	37	1
15 h. 10	38	25	8	29	0
15 h. 20	17	22	6	50	6
15 h. 50	17	19	12	52	0
17 h. 5	14	10	11	64	1
17 h. 20	18	9	8	64	2
17 h. 50	20	30	13	30	7
19 h. 5	25	25	0	50	0
19 h. 20	19	25	13	42	1
19 h. 35	27	24	5	41	3
21 h. 30	15	24	25	36	0
22 h. 20	25	20	8	47	1

TABLEAU LXXI

Valeurs du nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus.

	T	n	$f(T) = \frac{n}{t_1}$
29 mai. $\theta = 0$			
$t_1 f(0 - 6) = 4,3$	— 6	4,3	0,37
$t_1 f(0 - 16) = 2,3$	— 16	2,3	0,2
$t_1 f(0 - 25) = 1,3$	— 25	1,3	0,11
$t_1 f(0 - 53) = 0,7$	— 53	0,7	0,06
$t_1 f(0 - 97) = 0,03$	— 97	0,03	0,003
31 mai. $\theta = 2$			
$t_1 f(2 - 6) = 3,7$	— 4	3,7	0,32
$t_1 f(2 - 16) = 3,3$	— 14	3,3	0,29
$t_1 f(2 - 25) = 1,3$	— 23	1,3	0,11
$t_1 f(2 - 53) = 0,9$	— 51	0,9	0,08
$t_1 f(2 - 97) = 0$	— 95	0	0
2 juin. $\theta = 4$			
$t_1 f(4 - 6) = 2$	— 2	2	0,17
$t_1 f(4 - 16) = 2,2$	— 12	2,2	0,19
$t_1 f(4 - 25) = 1,7$	— 21	1,7	0,15
$t_1 f(4 - 53) = 1$	— 49	1	0,09
$t_1 f(4 - 97) = 0,05$	— 93	0,05	0,004

TABLEAU LXXII

Valeurs du nombre de conjugaisons qui débutent par jour pour 1 000 individus.

	T	n	$f(T) = \frac{n}{t_1}$
EXPÉRIENCES DU 29 MAI - 2 JUIN 1939			
Groupe témoin (voir tableau LXXI).			
Groupes émergés.			
29 mai. $\theta = 0$			
$t_1 f(0 - 6) = 5,8$	— 6	5,8	0,5
$t_1 f(0 - 16) = 2,1$	— 16	2,1	0,18
$t_1 f(0 - 25) = 1,3$	— 25	1,3	0,11
$t_1 f(0 - 53) = 0,8$	— 53	0,8	0,07
$t_1 f(0 - 97) = 0,02$	— 97	0,02	0,002
31 mai. $\theta = 2$			
$t_1 f(2 - 6) = 1,9$	— 4	1,9	0,17
$t_1 f(2 - 16) = 3,1$	— 14	3,1	0,27
$t_1 f(2 - 25) = 1,1$	— 23	1,1	0,1
$t_1 f(2 - 53) = 0,8$	— 51	0,8	0,07
$t_1 f(2 - 97) = 0,03$	— 97	0,03	0,003
2 juin. $\theta = 4$			
$t_1 f(4 - 6) = 1,2$	— 2	1,2	0,1
$t_1 f(4 - 16) = 3,7$	— 12	3,7	0,32
$t_1 f(4 - 25) = 1,6$	— 21	1,6	0,14
$t_1 f(4 - 53) = 0,7$	— 49	0,7	0,06
$t_1 f(4 - 97) = 0,1$	— 93	0,1	0,01
Groupes immergés.			
29 mai. $\theta = 0$			
$t_1 f(0 - 6) = 7,7$	— 6	7,7	0,67
$t_1 f(0 - 16) = 3,2$	— 16	3,2	0,28
$t_1 f(0 - 25) = 2,8$	— 25	2,8	0,11
$t_1 f(0 - 53) = 1,1$	— 53	1,1	0,1
$t_1 f(0 - 97) = 0$	— 97	0	0
31 mai. $\theta = 2$			
$t_1 f(2 - 6) = 3$	— 4	3	0,26
$t_1 f(2 - 16) = 3$	— 14	3	0,26
$t_1 f(2 - 25) = 1,1$	— 23	1,1	0,1
$t_1 f(2 - 53) = 0,9$	— 51	0,9	0,08
$t_1 f(3 - 97) = 0,01$	— 95	0,01	0,001
2 juin. $\theta = 4$			
$t_1 f(4 - 6) = 4$	— 2	4	0,35
$t_1 f(4 - 16) = 3,6$	— 12	3,6	0,31
$t_1 f(4 - 25) = 1,8$	— 21	1,8	0,16
$t_1 f(4 - 53) = 0,8$	— 49	0,8	0,07
$t_1 f(4 - 97) = 0,05$	— 93	0,05	0,004
Groupes marées expérimentales.			
31 mai. $\theta = 2$			
$t_1 f(2 - 6) = 2,1$	— 4	2,1	0,18
$t_1 f(2 - 16) = 3,2$	— 14	3,2	0,28
$t_1 f(2 - 25) = 2,5$	— 23	2,5	0,22
$t_1 f(2 - 53) = 0,9$	— 51	0,9	0,08
$t_1 f(2 - 97) = 0$	— 95	0	0
2 juin. $\theta = 4$			
$t_1 f(4 - 6) = 2,8$	— 2	2,8	0,24
$t_1 f(4 - 16) = 3,4$	— 12	3,4	0,3
$t_1 f(4 - 25) = 1,5$	— 21	1,2	0,13
$t_1 f(4 - 53) = 1,2$	— 49	1,2	0,1
$t_1 f(4 - 97) = 0,08$	— 93	0,08	0,007

TABLEAU LXXII (*suite*).

	T	n	$f(T) = \frac{n}{t_1}$
EXPÉRIENCES DU 13 MAI 1939			
$\theta = -16$			
$t_{1f}(-16 - 6) = 1,1$	- 22	1,1	0,1
$t_{1f}(-16 - 16) = 0,7$	- 32	0,7	0,06
$t_{1f}(-16 - 25) = 0,7$	- 41	0,7	0,06
$t_{1f}(-16 - 53) = 0,2$	- 69	0,2	0,02
$t_{1f}(-16 - 97) = 0$	-113	0	0
EXPÉRIENCES DU 2-5 AOUT 1939			
$\theta = 66$			
$t_{1f}(66 - 6) = 0,04$	60	0,04	0,0035
$t_{1f}(66 - 16) = 0,04$	50	0,04	0,0035
$t_{1f}(66 - 25) = 0,04$	41	0,04	0,0055
$t_{1f}(66 - 53) = 0,04$	13	0,04	0,0035
$t_{1f}(66 - 97) = 1$	- 31	1	0,09

Comparaison des courbes annuelles de division et de conjugaison.

La courbe de la variation saisonnière, pendant l'année 1938, du nombre de divisions observées pour 1 000 individus (fig. 7, p. 144) ne peut être directement comparée aux courbes de conjugaisons qui traduisent la variation du nombre de conjugaisons qui débutent par jour. Il est donc indispensable de la modifier, afin qu'elle représente non plus la quantité de divisions observées à chaque époque, mais la quantité de divisions qui se produisent effectivement.

Pour cela, il faut calculer le nombre de divisions qui débutent par heure (voir p. 158) en prenant ici, dans les équations, à chacune des époques envisagées, la durée de division correspondant à la température, et en ne considérant que les nombres globaux d'individus, à chaque stade, observés à une époque moyenne. Nous ne retiendrons que la moyenne des résultats fournis par les trois stades. Les décalages de temps à donner aux résultats sont ici négligeables.

Dans le tableau LXXIII, figurent : la date moyenne de l'observation, les nombres de stades A, B, C, observés, rapportés à 1 000 individus, les températures (moyenne eau-air) qui régnaient à ces époques, les durées de division pour ces températures.

TABLEAU LXXIII

Date moyenne de l'observation	n A ‰	n' B ‰	n''/2 C ‰	t°	Durée
18- 1 1938	0,25	0,11	0,11	6°5	>30 h.
25- 3 »	1,5	3	2,66	7°	25 h.
25- 5 »	4,33	1,68	1,12	9°5	16 h.
19- 6 »	3,52	0,95	0,54	14°	8 h.
3- 8 »	3,1	0,89	0,08	17°5	4 h. $\frac{1}{2}$
20-10 »	0,48	0,46	0,28	12°5	11 h.

D'où l'on déduit le tableau LXXIV, dans lequel figurent les valeurs de $\frac{I}{T} \frac{A(\theta)}{0,5}$, $\frac{I}{T} \frac{B(\theta)}{0,3}$, $\frac{I}{T} \frac{1/2 C(\theta)}{0,2}$ et la valeur moyenne n de ces rapports.

TABLEAU LXXIV

Date moyenne de l'observation	$\frac{1}{T} \frac{A(\theta)}{0,5}$	$\frac{1}{T} \frac{B(\theta)}{0,3}$	$\frac{1}{T} \frac{1/2 C(\theta)}{0,2}$	n
18- 1 1938	0,017	0,011	0,018	0,015
25- 3 »	0,12	0,4	0,53	0,35
25- 5 »	0,54	0,35	0,35	0,41
19- 6 »	0,88	0,40	0,34	0,54
3- 8 »	1,38	0,66	0,09	0,71
20-10 »	0,09	0,14	0,13	0,12

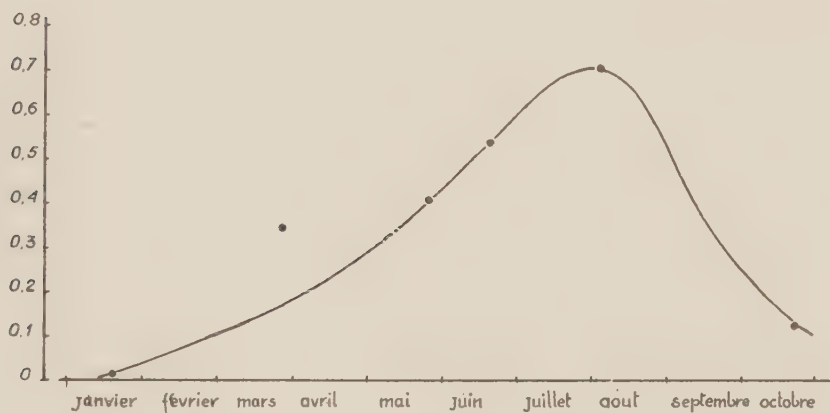


FIG. 62. — Année 1938. — Variation annuelle du nombre de divisions qui débutent par heure pour 1000 individus.

La courbe de variation construite en portant en abscisses les dates de fixation, en ordonnées les valeurs de n (fig. 62), traduit sensiblement la variation saisonnière du nombre de divisions qui débutent en moyenne par heure; elle présente un maximum qui se situe vers le début août. La courbe de conjugaison (fig. 49) présentait son maximum en mai; ces deux maxima se trouvent donc séparés d'environ trois mois, ce qui correspond sensiblement à la durée de conjugaison que nous avons établie.

En définitive, division et conjugaison sont deux phénomènes saisonniers. Très faible pendant la majeure partie de l'année, le nombre des conjugaisons qui se produisent passe par un maximum vers le mois de mai; il en débute alors environ 20 p. 100 000 par jour, puis les divisions deviennent actives et, au moment du maximum, vers le mois d'août, environ 1 division p. 1 000 individus débute en moyenne par heure. En plus de la variation saisonnière, la division, phénomène de courte durée, en relation avec la marée, subit des variations périodiques, de petite période et de grande amplitude, et la courbe saisonnière que nous venons d'établir traduit les variations de la valeur moyenne journalière du nombre de divisions qui débutent par heure.

Le fait que les maxima des deux courbes se trouvent séparés par une durée sensiblement égale à celle trouvée pour la conjugaison, joint à ce qu'aux époques de fin de conjugaison, on peut suivre chez les Urcéolaires qui se divisent les fragments nucléaires en dégénérescence provenant des gamètes, prouve que la majorité des individus en divisions successives sont bien ceux qui ont subi la conjugaison.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Dans ce travail sur la biologie d'un Infusoire Pérित्रиче, l'*Urceolaria patellæ* (Cuénot) commensal localisé sur le branchie des Patelles, nous avons d'abord, par une étude morphologique, précisé la place qu'il doit occuper dans la classification. La systématique des *Urceolaridæ* est par ailleurs à revoir; le désordre qui y règne provient de ce qu'il n'y eut pas accord entre les auteurs quant à la valeur des divers caractères taxonomiques, et du fait qu'une même espèce peut souvent infester des hôtes différents. Dans ces conditions, en l'absence de bonnes descriptions, de nouvelles espèces, nullement justifiées, furent souvent créées. La recherche d'*Urceolaridæ*, sur un grand nombre d'hôtes marins, nous a permis de préciser ces questions de systématique que feront l'objet d'une publication ultérieure.

La remarquable constance du commensalisme de l'*Urceolaria patellæ* posait le problème du mode de transmission de l'Infusoire, d'une patelle à l'autre. Ce problème a été étudié à Dinard, où des conditions expérimentales favorables étaient réalisées. Les Urcéolaires peuvent, bien que rarement, quitter leur hôte, nager dans l'eau, y vivre quelques heures et aller ainsi se fixer sur la branchie d'une autre Patelle. La branchie jouit, vis-à-vis de l'Infusoire, d'un remarquable tropisme de fixation, ce qui permet de mettre en évidence deux espèces physiologiques distinctes d'*Urceolaria patellæ*, respectivement spécifiques des *Patella aspera* et *vulgata*.

La densité de population des Urcéolaires sur la branchie, assez constante chez les *Patella vulgata* de même taille, récoltées à la même époque et au même endroit, varie en fonction de la taille de leur hôte, et, pour des Patelles de même taille, suivant la saison et les conditions d'habitat, l'amplitude de la variation saisonnière étant différente suivant le niveau de la zone intercotidale. Ces variations, étudiées à Wimereux, sont dues aux déséquilibres différents, entre la mortalité (provoquée surtout par les basses températures, en hiver, et d'autant plus intense que les Patelles restent plus longtemps émergées, donc moins longtemps soumises à la température plus clémente de la mer) et la division qui subit un rythme saisonnier d'amplitude différente suivant la hauteur du niveau d'habitat.

L'étude de la division a porté d'abord sur ces aspects extérieurs, en particulier sur les phénomènes nucléaires et ses aberrances déterminées par les modifications subies par le mucus branchial à la suite d'émersion prolongée, pouvant amener la formation d'individus à deux micronuclei. Le mode de division de l'appareil de fixation et du péristome a été également précisé.

La durée de division a été recherchée, d'abord par observation directe, et nous avons montré la difficulté que présentait cette étude, puis par une méthode générale de calcul, basée sur la variation annuelle de la densité de population et de l'abondance des divisions. Son application en donne des ordres de grandeur pour différentes températures.

Nous avons alors mis en évidence une relation entre la marée et la division, et montré que l'épidémie de division est déterminée par les conditions créées par l'émersion et inhibée par l'immersion. La durée d'émersion conditionne donc l'importance de l'épidémie, comme il l'est montré chez des groupes de Patelles appartenant à deux niveaux extrêmes de la zone intercotidale.

Une étude expérimentale de l'influence de la marée sur la division a permis de préciser ce phénomène et a montré, en particulier, que chez les Urcéolaires des Patelles maintenues constamment immergées ou émergées, il ne se produit plus d'épidémies. Dans le cas des Patelles maintenues émergées, les divisions débutent d'instant en instant, en nombre très élevé, l'inhibition due à l'immersion n'intervenant plus. Ce phénomène se retrouve dans les conditions naturelles, chez les Urcéolaires de la *Patella lusitanica* méditerranéenne.

L'étude des épidémies de division de *Urceolaria patellæ* a permis en outre d'établir une méthode, susceptible d'autres applications, de calcul de la durée de division, et de trouver expérimentalement une formule donnant cette durée en fonction de la température.

La relation entre la marée et la division a été aussi mise en évidence chez un autre Protiste, *Scyphidia patellæ*, également commensal des Patelles. Ces cas ne sont certainement pas isolés, et nous nous réservons de montrer ultérieurement que d'autres *Urceolaridæ* ou Infusoires divers, commensaux d'hôtes de la zone intercotidale, présentent des phénomènes de ce genre. Seule, une étude minutieuse de nombreux cas permettra de préciser la relation profonde existant entre les phénomènes périodiques naturels et les phénomènes de reproduction, et de dégager les facteurs essentiels de la modification de milieu qui conditionnent ceux-ci.

L'étude de la conjugaison, phénomène saisonnier, rare, a pu être faite grâce à l'observation d'un nombre considérable d'individus, et l'enchaînement des stades a été déterminé. Essentiellement, après accolement des gamètes, il y a formation d'un pronucleus dans chacun de ceux-ci, passage des éléments du microgamète dans le macrogamète, copulation des pronuclei et formation de l'amphicaryon ; celui-ci subit trois mitoses successives ; un des huit noyaux ainsi formés reconstitue le micronucleus, les sept autres le macronucleus. Ce phénomène donne lieu à des aspects cytologiques extrêmement complexes, car : 1° il n'y a pas nécessairement synchronisme entre les gamètes ; 2° la formation des pronuclei se fait après un nombre variable de divisions des micronuclei initiaux ; 3° de nombreux fragments nucléaires en dégénérescence sont toujours présents dans les gamètes.

Divers cas particuliers de ce mode de conjugaison ont été étudiés et, notamment, celui dans lequel plusieurs microgamètes interviennent.

Une méthode statistique a permis de rechercher la durée de l'ensemble du phénomène de la conjugaison, et nous avons déterminé celle-ci comme devant être de l'ordre de quatre mois. Cette très longue durée est surtout due à la lente reconstitution de l'appareil nucléaire définitif.

Division et conjugaison sont deux phénomènes saisonniers ; très faible pendant la majeure partie de l'année, le nombre des conjugaisons passe par un maximum au printemps (il en débute alors environ 20 p. 100 000 par jour), puis les divisions deviennent actives ; la majorité des individus qui se divisent sont ceux qui ont subi la conjugaison.

La plupart de ces phénomènes n'ont pu être mis en évidence que grâce à l'observation de nombres considérables d'individus permettant, par des statistiques, d'en guider l'étude.

OUVRAGES CITÉS

1929. ARIAKE (B.). — Five new species of *Trichodina* (*gotoi*, *pulchra*, *ehrembergis*, *mirabilis*, *annulata*). *Annot. Zool. Japon.*, 12.
1936. BROUARDEL (JEAN). — Phénomènes nucléaires de la conjugaison chez *Trichodina patellæ* Cuénot. *C. R. Ac. Sc.*, t. 203, p. 818.
1885. BÜTSCHLI (O.). — Versuch einer morphologischen Vergleichung der Vorticellen mit verwandten Ciliaten. *Morphol. Jahrb.*, Bd. XI.
1889. — Protozoa. *Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches*, Bd. I, Abt. 3.
1944. COLWIN (L. H.). — Binary fission and conjugation in *Urceolaria synaptæ* (?). Type II (*Protozoa, Ciliata*) with special reference to the nuclear phenomena. *J. Morphol.*, t. 75.
1915. CAULLERY (M.) et MESNIL. — Sur *Trichodina patellæ* (Cuénot). *C. R. Soc. Biol.*, Bd. LXXVIII.
1931. CAVALLINI (F.). — La gemmazione in *Trichodina pediculus*. *Arch. f. Protistenk.*, Jena, Bd. 75.
1936. CHATTON (E.) et LWOFF (A.). — Techniques pour l'étude des Protozoaires, spécialement de leurs structures superficielles (cinétosome et argyrome). *Bull. Soc. franç. Microsc.*, vol. 5, fasc. 1.
1937. CHATTON (E.) et VILLENEUVE (S.). — La division de la bouche et la formation du péristome chez les Pérित्रiches (*Cyclochèta astropectinis* n. sp.). Leur continuité génétique immédiate. *C. O. Ac. Sc.*, t. 204.
1891. CUÉNOT (L.). — Infusoires commensaux des Ligies, Patelles et Arénicoles. *Rev. Biol. Nord France*.
1892. — Commensaux et parasites des Echinodermes. *Rev. Biol. Nord France*, t. III.
1928. DILLER (F. W.). — Binary fission and endomixis in the *Trichodina* from tadpoles. *Journ. Morphol.*, vol. 46.
1888. FABRE-DOMERGUE. — Etude sur l'organisation des Urceolaires et sur quelques genres voisins de cette famille. *Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, t. XXIX.
1943. FAURE-FRÉMIET (E.). — Etude biométrique de quelques *Trichodines*. *Bull. Soc. Zool. France*, t. 68.
1923. FULTON (J. F.). — *Trichodina pediculus* and a closely related species. *Trichodina Urinicola*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, t. 37.
1865. JAMES-CLARK (H.). — *Trichodina pediculus*. *Mem. of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, et 1866, *Annals of Nat. Hist.*
1935. KAHL (A.). — *Ciliata Infusoria*, Jena. G. Fischer.
1940. NOBLE (G. A.). — *Trichodina urechi* n. sp., an entozoic ciliate. From the echiuroid worm, *Urechis caupo*. *J. Parasitol.*, vol. 26.
1923. PESHKOWSKY (L.). — Biological and structural features of *Trichodina*. *Arch. d. Russ. Protistolog. Gesellschaft*, Bd. II.
1930. REICHENOW-DOFLEIN. — *Lehrbuch der Protozoenkunde*. 5. Aufl., Jena. G. Fischer.
1851. STEIN (F.). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und des feineren Baues der Infusionstiere. *Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, Bd. III.
1854. — *Die Infusionstiere auf ihre Entwicklungsgeschichte untersucht.*, Leipzig.
1867. — *Der Organismus der Infusionstiere*, II, Abt., Leipzig.
1897. WALLENGREN (H.). — Zur Kenntnis der Gattung *Trichodina*. *Biol. Zentralblatt*, Bd. XVII.
1897. — Studier öfver Ciliata Infusorier. Bidrag till kännedom om familj Urceolaria Stein. *Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund.*, t. 33.
1887. WEGMANN (H.). — Notes sur l'organisation de la *Patella vulgata*. *Recueil Zool. Suisse*.
1928. ZICK (K.). — *Urceolaria korschelti* n. sp., eine neue marine Urceolarine, nebst einem Überblick über die Urceolarinen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, t. 132.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE I : MORPHOLOGIE DE L'URCEOLARIA PATELLÆ

- FIG. 1. — Champ du péristome, l'Urcéolaire vu dorsalement.
FIG. 2. — Appareil de fixation, l'Urcéolaire vu ventralement.
FIG. 3. — Appareil nucléaire.

PLANCHE II : DIVISION DE L'APPAREIL DE FIXATION

- FIG. 1, 2 et 3. — L'anneau de soutien se brise par désimbrication.
FIG. 4. — Dégénérescence des pièces primitives et reconstitution du nouvel anneau.

PLANCHE III : CONJUGAISON

- FIG. 1 et 2. — Fragmentation des macronucléi. Augmentation de volume des micronucléi.
FIG. 3, 4 et 5. — Evolution des micronucléi avant leur première division.
FIG. 6 et 7. — Première division des micronucléi.

PLANCHE IV : CONJUGAISON (*suite*).

- FIG. 8. — Première division des micronucléi (*suite*).
FIG. 9, 10, 11, 12 et 13. — Exemples d'évolution des micronucléi (FIG. 10, 11 : synchronisme des deux gamètes; mitose d'un des micronucléi; dégénérescence de l'autre.
FIG. 12 : quatre micronucléi, dont deux en dégénérescence dans le macrogamète; trois micronucléi, dont un en dégénérescence dans le microgamète. FIG. 13: deux micronucléi sur trois en dégénérescence dans le microgamète).
FIG. 14 et 15. — Passage du contenu du microgamète dans le macrogamète.

PLANCHE V : CONJUGAISON (*suite*).

- FIG. 16, 17, 18, 19 et 20. — Formation et rapprochement des pronucléi.
FIG. 21, 22 et 23. — Copulation des pronucléi.

PLANCHE VI : CONJUGAISON (*suite*).

- FIG. 24. — Première division de l'amphicaryon.
FIG. 25. — Seconde division de l'amphicaryon.
FIG. 26. — Stade à quatre noyaux.
FIG. 27. — Division des quatre noyaux.
FIG. 28. — Stade à huit noyaux.
FIG. 29, 30 et 31. — Reconstitution de l'appareil nucléaire à partir de huit noyaux.

PLANCHE VII : CONJUGAISON (*suite*).

FIG. 32 et 33. — Division du Protiste après conjugaison.

FIG. 34 et 35. — Cas particuliers : division des huit noyaux. Stade à seize noyaux.

FIG. 36. — Reconstitution du macronucleus à partir de trois et quatre noyaux.

FIG. 38 et 42. — Conjugaison à deux microgamètes.

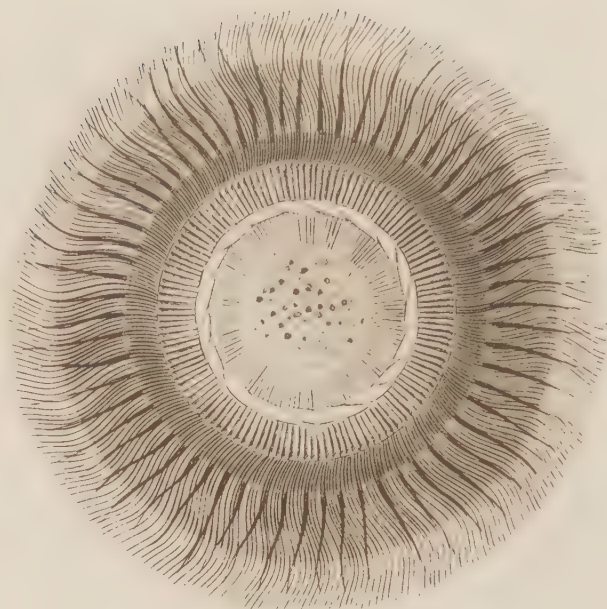
PLANCHE VIII : CAS PARTICULIERS DE LA CONJUGAISON (*suite*).

FIG. 37. — Conjugaison à trois microgamètes.

FIG. 39, 40 et 41. — Conjugaison à deux microgamètes.



1



2



3

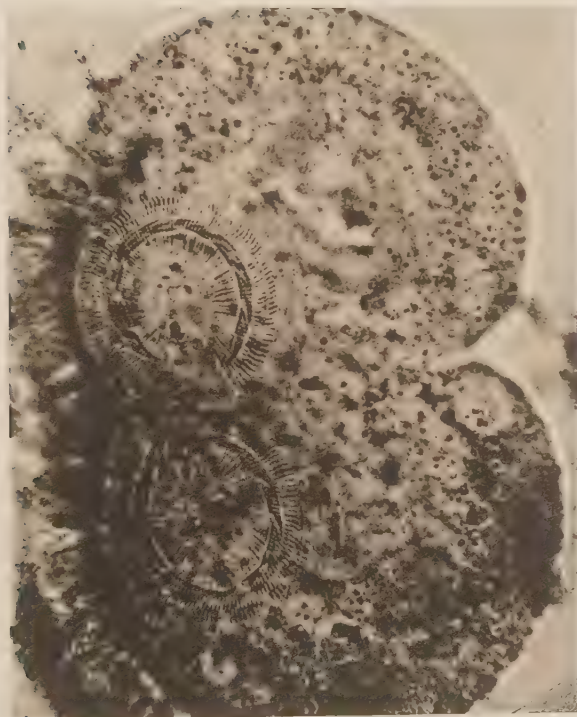
URCEOLARIA PATELLAE



1



2

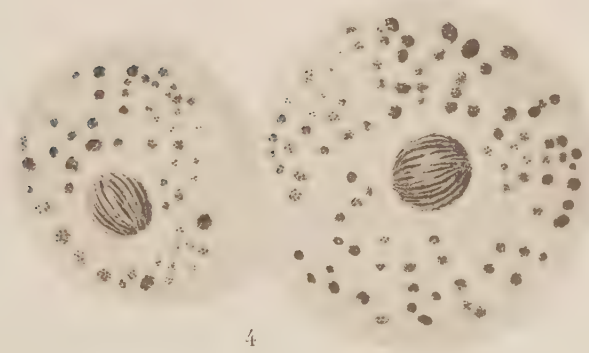
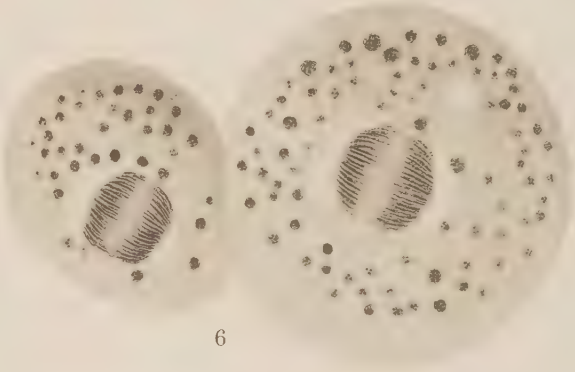
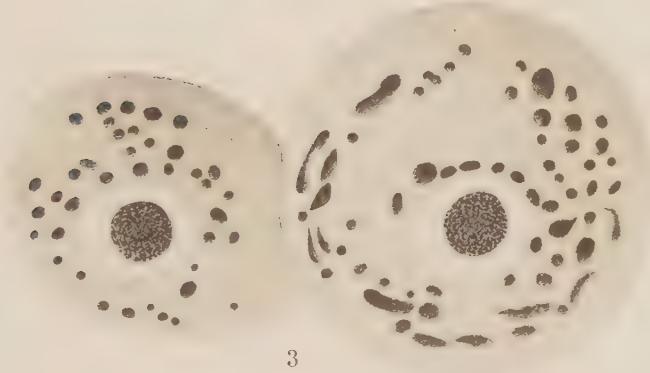
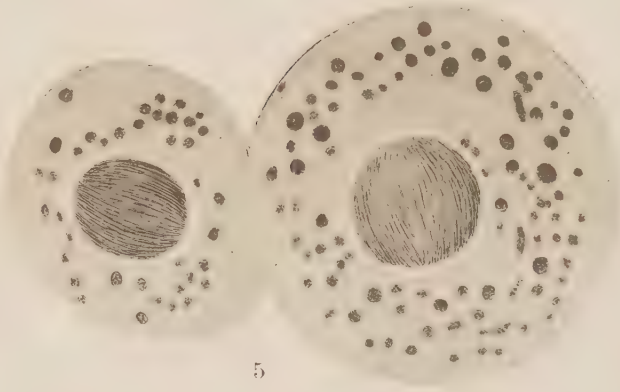
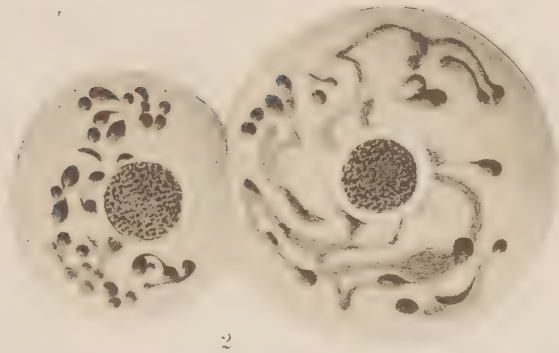
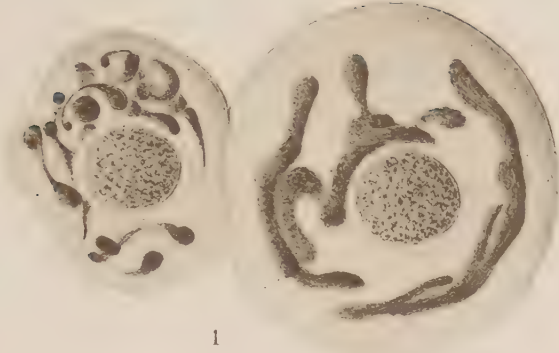


3

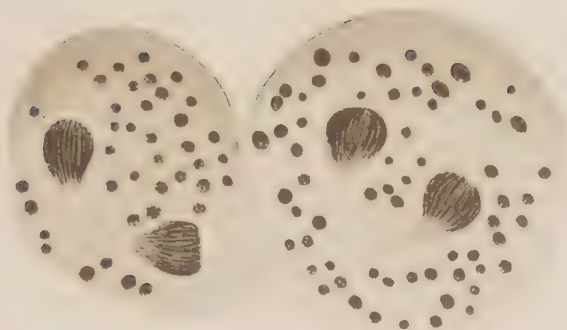


4

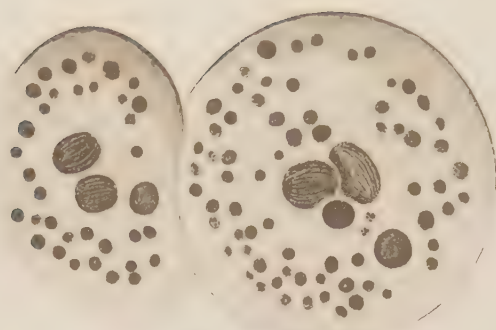
DIVISION DE L'APPAREIL DE FIXATION



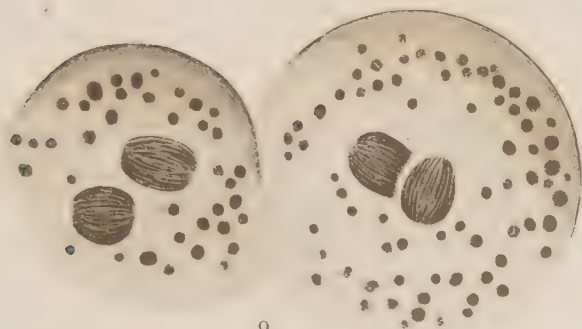
CONJUGAISON



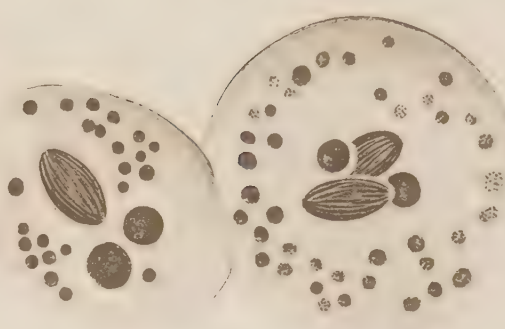
8



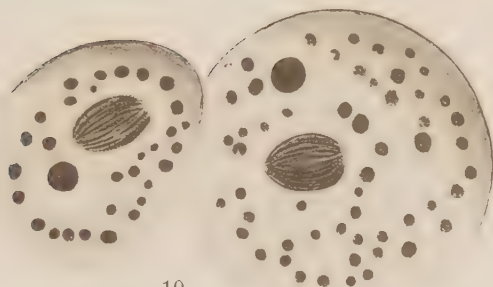
12



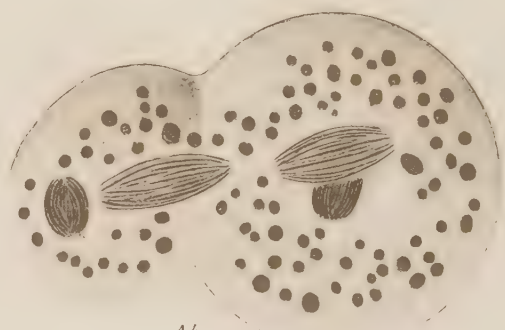
9



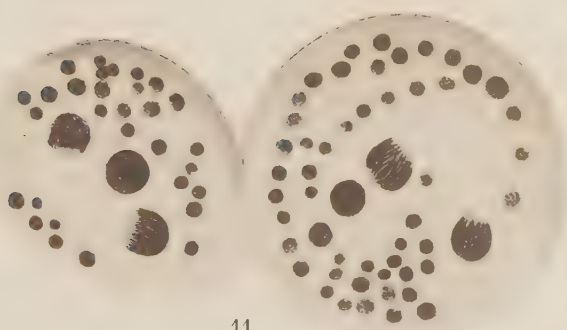
13



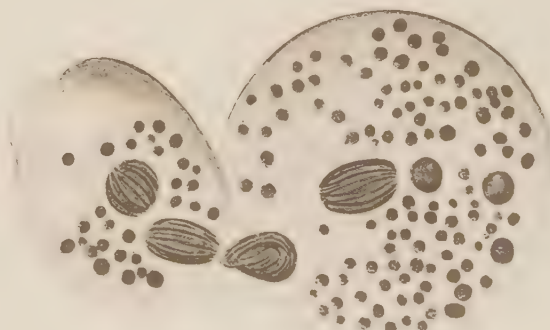
10



14

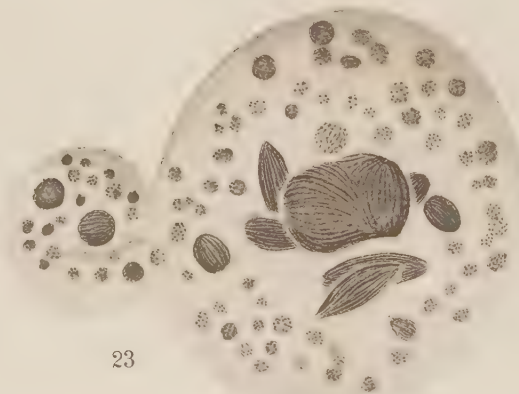
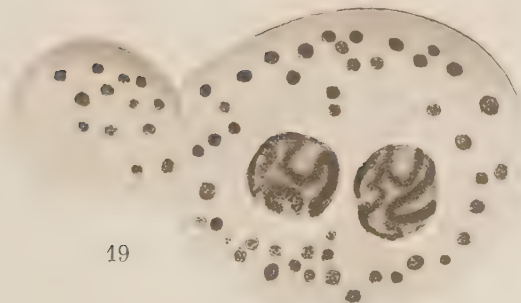
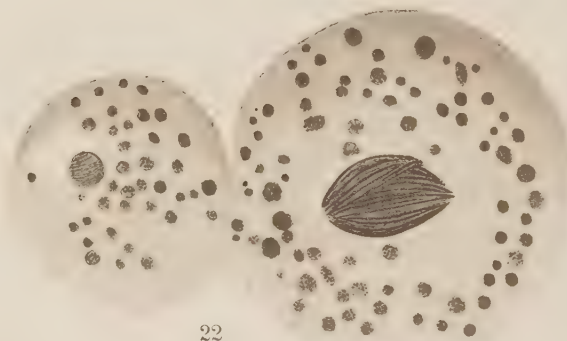
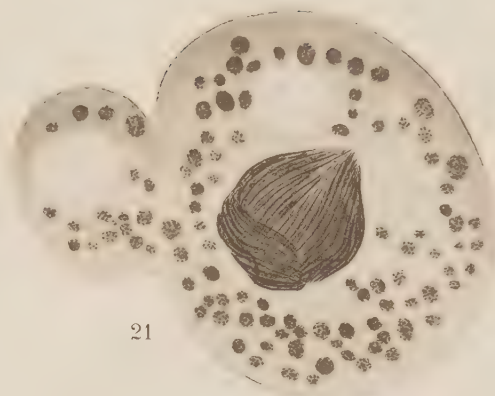
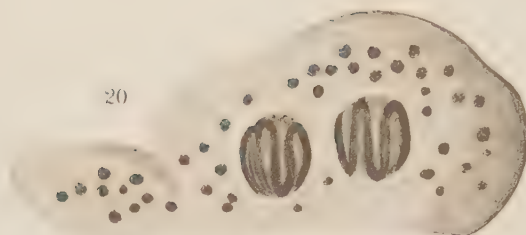
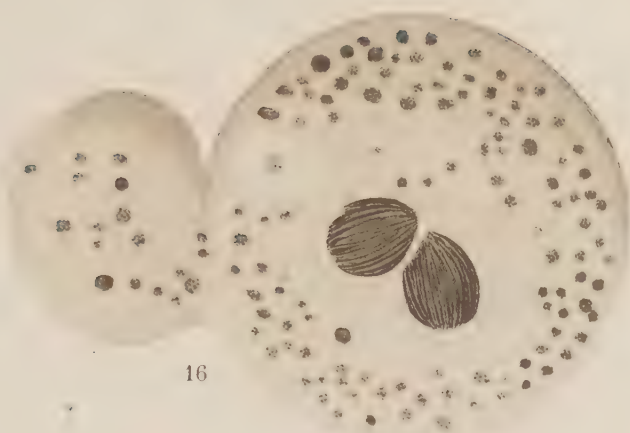


11

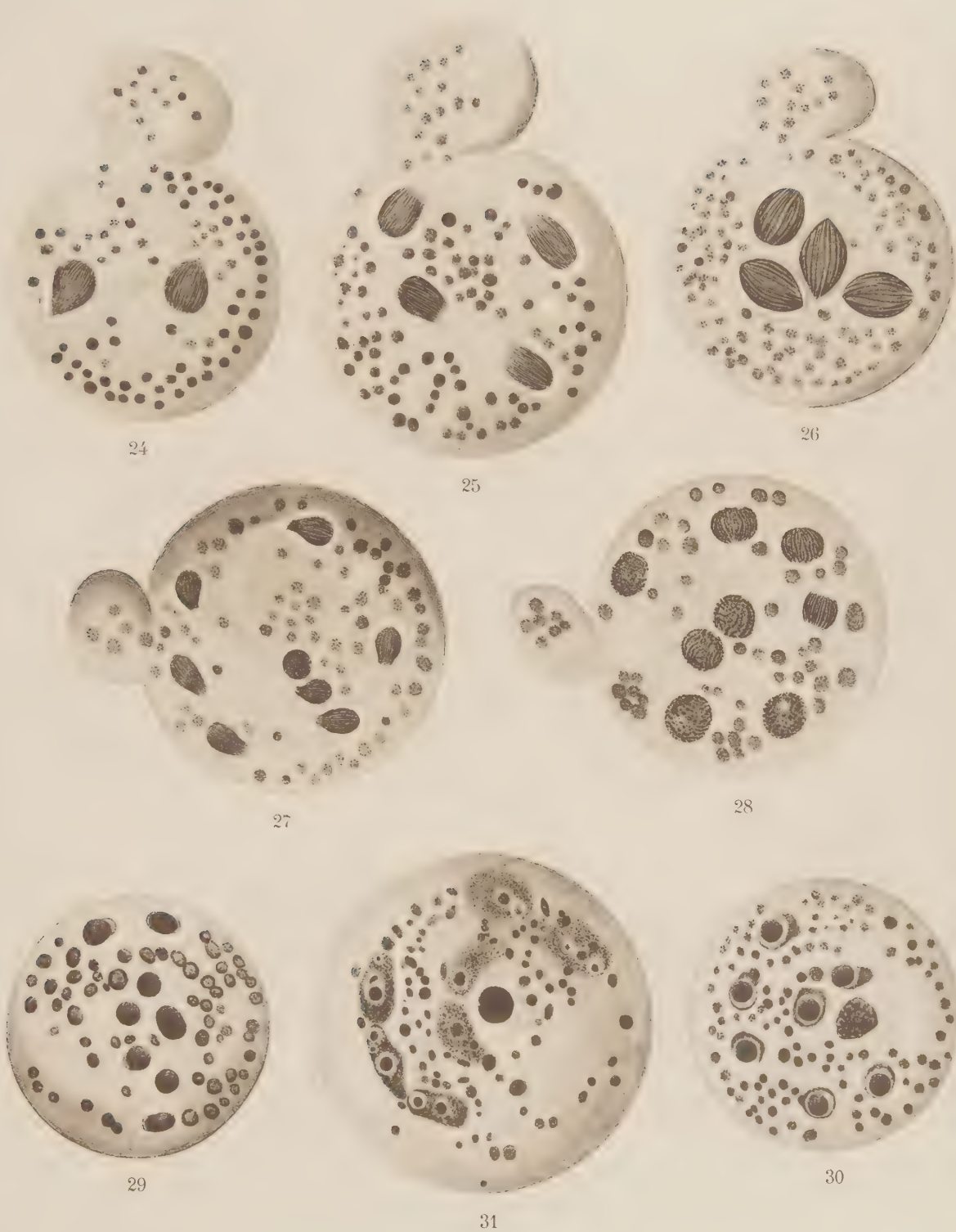


15

CONJUGAISON



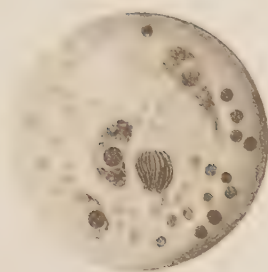
CONJUGAISON



CONJUGAISON



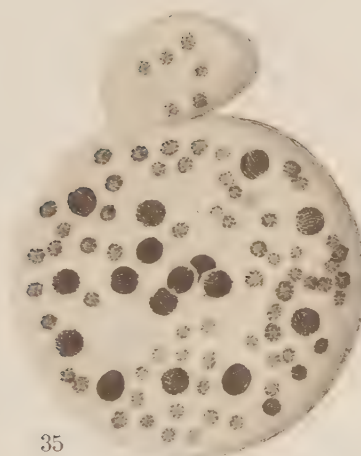
32



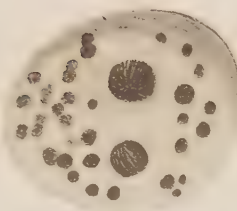
36



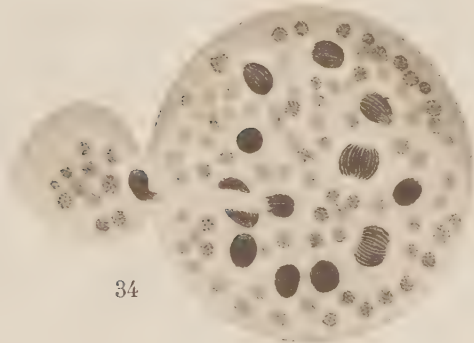
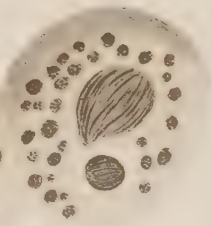
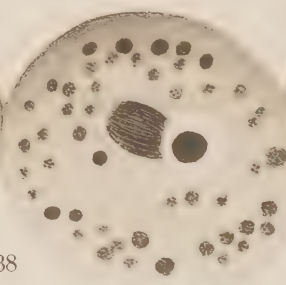
33



35



38



34



42

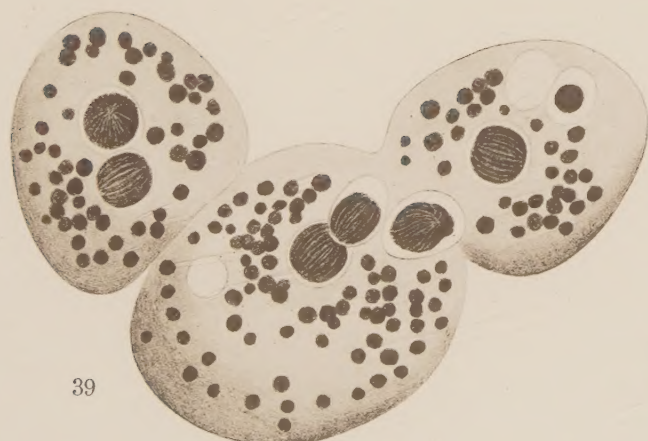
CONJUGAISON



41



37



39



40

CONJUGAISON

